BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie
149

N° 221 MAI - JUIN 1974

// BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 221, mai-juin 1974, Zoologie 149

Polymorphisme et coupes infraspécifiques africaines dans l'espèce *Danaus chrysippus* (L.) (Insecta Lepidoptera Danaidae)

par Jacques PIERRE *

Résumé. — Après une description détaillée de la sous-espèce africaine de *Danaus chrysippus* et une étude de la variation des motifs alaires responsables du polymorphisme, on passe en revue les nombreuses formes décrites, groupées, suivant les conclusions de ce travail, en trois morphes.

Une étude biométrique de la variation de l'extension des espaces blancs de l'aile antérieure permet de mettre en évidence l'existence d'un cline génétique dans la morphe nominative et résoud ainsi un des problèmes de ce polymorphisme. D'autres études biométriques révèlent des corrélations entre différents caractères.

L'établissement des aires de répartition des morphes, réalisé avec précision pour la première fois, permet de saisir les relations entre ces formes infraspécifiques et de définir une étape de spéciation.

Il résulte de ces différentes recherches que le complexe polymorphe de *D. chrysippus* se schématise par l'existence d'une morphe nominative chez laquelle on observe un cline génétique, et de deux morphes quasi vicariantes, ces trois morphes étant sympatriques dans une zone centrale mais les deux dernières ayant une répartition propre soit dans l'Ouest africain soit dans l'Est africain.

Abstract. — The *Danaus chrysippus* african subspecies being first precisely described and the variation of the wing pattern responsible for polymorphism studied, the numerous described forms gathered into three morphs according to the findings of this work are there enumerated.

A biometric study of the variation of the fore-wing white areas widespreading may prove the existence of a genetic cline in the morph and solves one of the crux of this polymorphism. Other biometric studies disclose correlations between diverse characters.

The settlement of the distribution of the morphs precisely made for the first time gives the opportunity of finding out the relations between these infraspecific forms and of defining a speciation stage.

From this research proceeds the fact that the *Danaus chrysippus* polymorphism is outlined by the existence of a main morph in wich a genetic cline may be pointed out, and of two quasi-vicariant ones, these three morphs being sympatric in a central area but the two latter ones being distributed either in West Africa or East Africa.

Le Lépidoptère *Danaus chrysippus* (Rhopalocera Danaidae), commun dans les régions africaines et indo-australiennes, présente un polymorphisme particulièrement riche.

Je me propose, dans le présent travail, d'étudier les différentes formes africaines de cette espèce, de vérifier la valeur des caractères distinctifs de certaines d'entre elles, d'éta-

* *Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris.*

blir, enfin, la répartition géographique de celles qui méritent d'être retenues, afin de déterminer leur niveau taxinomique dans l'esprit de la *systématique évolutive*.

I. DESCRIPTION ET PROBLÈMES SYSTÉMATIQUES

A. — Description générale

Danaus chrysippus (Linné) est un papillon de taille très variable ; l'envergure alaire, mesurée sur des exemplaires convenablement étalés, varie de 4 à 9 cm. La forme est plus ou moins massive suivant que les ailes antérieures présentent des bords externes parallèles ou que leurs apex sont très élancés.

On trouvera au chapitre III une étude succincte de la corrélation entre ces variations de taille et le polymorphisme.

Coloration

Le tiers externe, le tiers costal et l'aire apicale de l'aile antérieure, ainsi que le pourtour de l'aile postérieure sont d'un brun très foncé, presque noir.

La moitié basale de l'aile antérieure et la presque totalité de l'aile postérieure sont d'un jaune orangé, couleur miel, d'intensité très variable suivant les individus. Les papillons paraissent ainsi parfois clairs, parfois foncés ; toutefois, chez la plupart des individus africains, la coloration jaune clair est limitée à l'aile postérieure et à l'aire interne de l'aile antérieure, l'aire disco-basale présentant un assombrissement assez net. Cette teinte de fond, lorsqu'elle est foncée, peut tendre vers un brun-gris ou un brun rougeâtre.

L'existence de ces variations de teinte pose un problème de polymorphisme ; il convient cependant de signaler que, d'après Hayward (1922), les individus foncés seraient plus nombreux durant la saison froide que durant la saison chaude. Il est donc possible que le polymorphisme signalé soit conditionné par le milieu et échappe ainsi à tout contrôle génétique. Ce point mériterait une confirmation expérimentale.

Aile antérieure

Sur cette coloration brunâtre se répartissent plusieurs systèmes d'espaces blancs (fig. 1) dont les variations constituent des éléments importants du polymorphisme :

— Sur la *frange* du bord externe existe un système, invariable, comportant deux zones claires par espace internervural, les mieux marquées se situant entre les nervures *3-4*, c'est-à-dire la cubitale *1* et la médiane *3*.

— En face de ces zones claires de la frange, existe une rangée d'*espaces marginaux*, plus importants, de taille décroissante de part et d'autre de l'intervalle *3-4*. Ils sont le plus souvent réduits au nombre de quatre ; mais il arrive parfois que la rangée qu'ils constituent soit complète, alors composée de douze espaces (non compris ceux qui occupent une position apicale et qui sont constants). Toutes les situations intermédiaires peuvent d'ailleurs être trouvées.

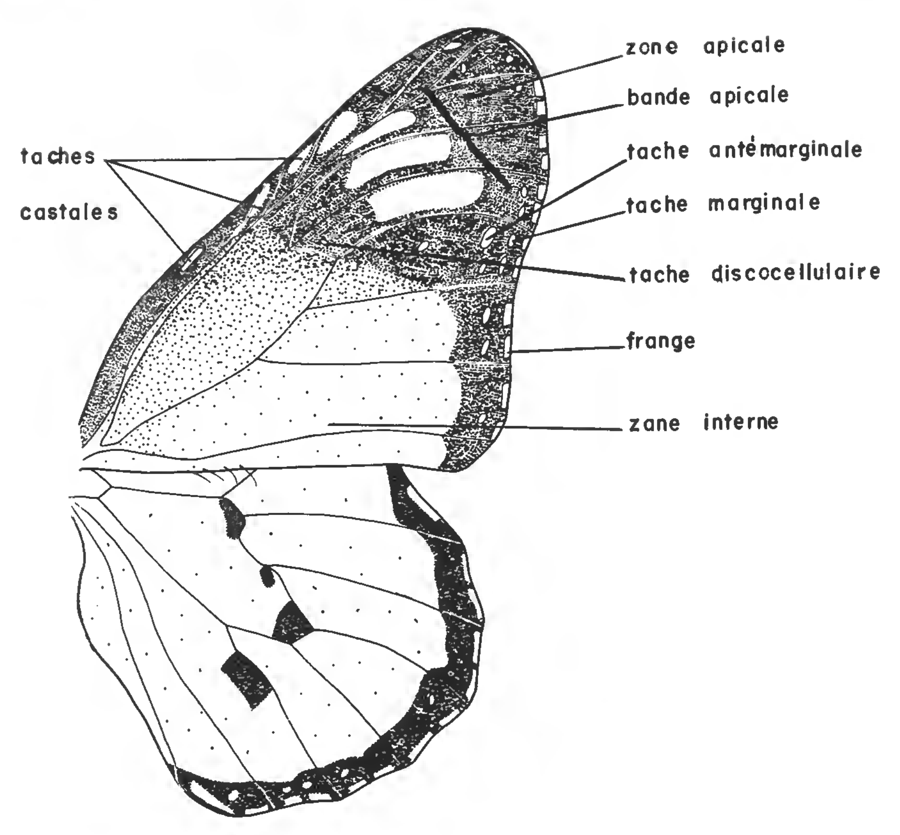


FIG. 1. — *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius*, différents systèmes d'espaces blancs. (Le spécimen représenté est de caractère « *liboria* ».)

— Alignés sur les précédents, se trouvent les espaces *antémarginaux*, presque toujours réduits à l'intervalle *3-4*.

— Il existe sur le bord *costal* une série de trois traits blancs plus ou moins développés mais relativement constants.

— Deux espaces blancs *discocellulaires* punctiformes sont parfois présents, le point inférieur étant plus fréquent que l'autre.

— Enfin, la série *subapicale* est composée de trois ou quatre espaces plus importants, généralement coalescents, que l'on peut désigner par les nervures qui les encadrent, mais qu'il est plus simple de caractériser, avec HERRICH-SCHAEFFER, par le numéro de la nervure inférieure :

entre *R* et *6*.............. espace *6*
entre *6* et *5*.............. espace *5*
entre *5* et *4*.............. espace *4*
(parfois entre *4* et *3*.............. espace *3*, toujours non coalescent) (fig. 2).

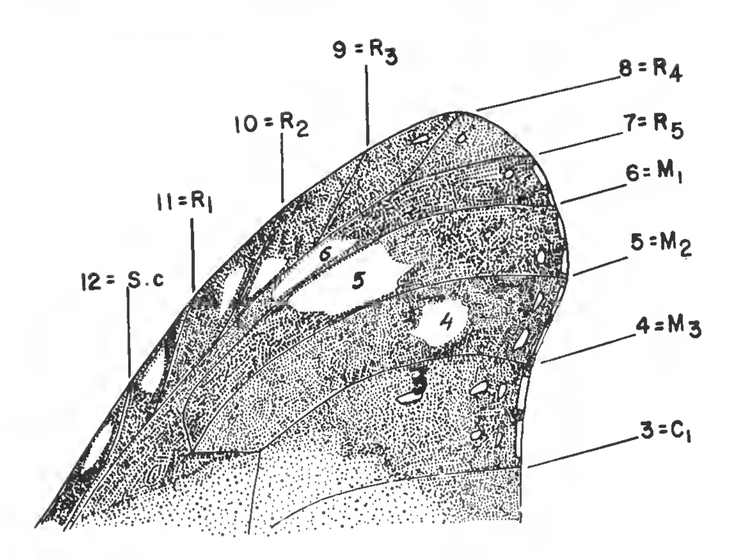


FIG. 2. — *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius*, détail du système d'espaces blancs subapicaux (à caractère « *aegyptius* ») avec la dénomination adoptée.

Cette série subapicale varie considérablement en extension, plus nettement pour l'espace *4* qui, lorsqu'il est réduit, peut présenter des formes très diverses. Il peut ainsi, en fonction de sa forme et de l'extension des espaces blancs, être réuni à la série subapicale ou être séparé de celle-ci (fig. 1 et 2).

L'extension de ces espaces blancs varie énormément ; cette variation sera détaillée lors de la description des principales formes. Notons qu'une nette corrélation existe entre les différents systèmes d'espaces blancs, entraînant tantôt une large réalisation de la plupart des plages blanches, tantôt leur réduction d'ensemble. Néanmoins, les espaces discocellulaires et parfois l'espace antémarginal *3-4* supérieur semblent varier de manière indépendante.

Dans certaines formes, le système apical (espaces blancs subapicaux et coloration brun très foncé) peut être entièrement inexistant ; il ne subsiste alors qu'une teinte générale jaune orangé (fig. 3). On a donné le nom de « *dorippus* » aux papillons présentant cet aspect ; pour l'étude qui suit, je conserverai ce terme « *dorippus* », ne lui confiant que la signification de caractère.

La face inférieure de l'aile antérieure présente les mêmes motifs que la face supérieure, mais les espaces blancs sont toujours mieux marqués et plus nombreux, et l'aire apicale est d'un magnifique orange doré.

Aile postérieure

L'aile postérieure porte trois taches noires discocellulaires constantes et peu variables de taille ; mais elle peut être marquée par une plage blanche plus ou moins étendue (fig. 3). Là encore, je parlerai de caractère « *alcippus* », ce terme n'ayant pas alors le sens taxinomique utilisé par les anciens auteurs.

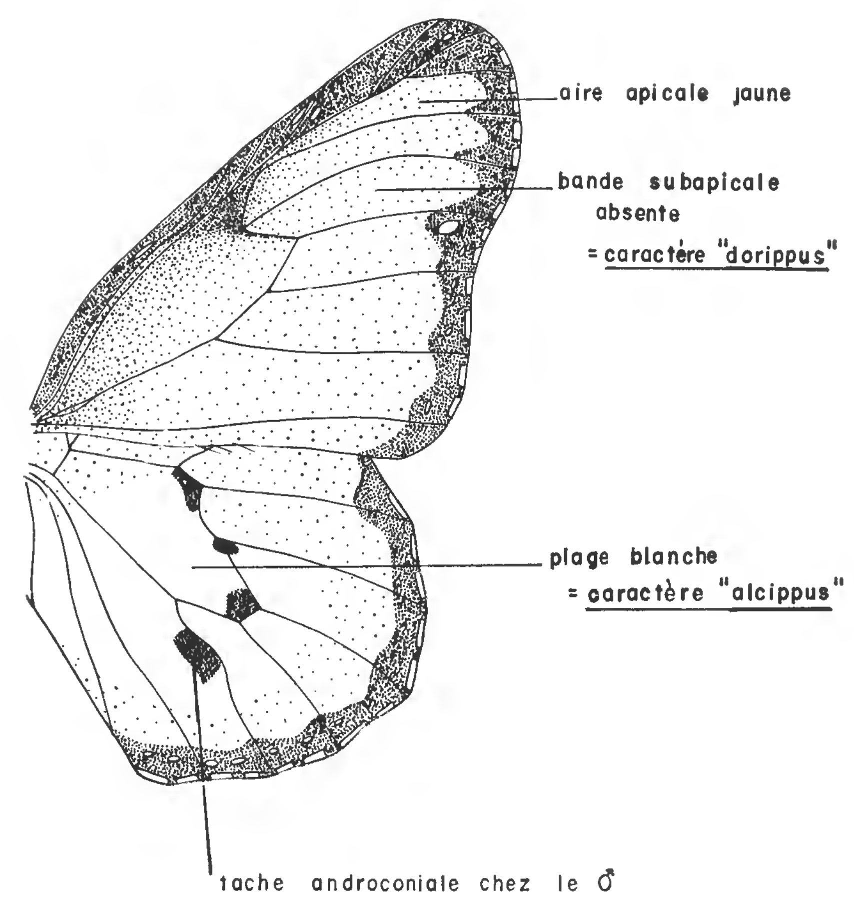


Fig. 3. — *Danaus chrysippus*, variété intermédiaire *albinus* présentant le caractère « *alcippus* » à l'aile postérieure et le caractère « *dorippus* » à l'aile antérieure.

Signalons enfin, sur l'aile postérieure des mâles, la présence d'une tache noire androconiale sur le bord anal de la cubitale *2* ; cette tache, qui provoque une déformation de cette nervure, constitue une manifestation du dimorphisme sexuel chez *Danaus chrysippus* (fig. 3).

B. — Description des différentes formes

De très nombreuses formes africaines de *Danaus chrysippus* ont été décrites. Suivant les auteurs, des positions taxinomiques fort variables leur ont été attribuées.

Le présent travail m'a permis de répartir ces formes en trois morphes [1] : la morphe

1. Morphe, Semenov, 1906 : = Form, Warren, 1936 ; = Modification, Higgins, 1941.
La morphe est une variation individuelle (suffisamment stable pour mériter un nom particulier) fréquente parmi une population ou toutes les populations d'une sous-espèce basée sur la règle des 100 % (Bernardi, 1957).

aegyptius qui est la forme fondamentale du *Danaus chrysippus* africain et qui correspond au type de la sous-espèce ; la morphe *alcippus* ; la morphe *dorippus*. Ces deux dernières morphes présentent respectivement les caractères « *alcippus* » et « *dorippus* » ci-dessus décrits.

C'est donc en fonction de ces trois morphes, conformément au statut taxinomique ainsi défini, que je décrirai les différentes formes de *Danaus chrysippus* vivant en Afrique.

1. **Morphe** *aegyptius* Schreber, 1759

Cette forme fondamentale présente un système apical complet avec les espaces subapicaux bien développés et la coloration brun très foncé (fig. 1 et 2).

Suivant l'extension des espaces blancs, deux formes correspondant à cette morphe fondamentale peuvent être distinguées. Nous verrons plus loin qu'il s'agit des deux stades extrêmes d'une variation continue.

a — Le caractère « *liboria* » Hulstaert, 1931 (= *orientis* Aurivillius, *non* Doherty, 1909) se distingue par une extension plus grande des espaces blancs et par le fait que l'espace *4*, rectangulaire, est accolé sur plusieurs mm à l'espace *5* (fig. 1). Cette forme est citée de l'Afrique orientale et de l'Asie méridionale. Elle a été reprise et décrite en tant que variété ou sous-espèce (!) de la région malgache.

b — Le caractère « *aegyptius* », s. str., montrant une moindre extension des espaces blancs et possédant un espace *4* subcirculaire et isolé de l'espace *5* (fig. 2), correspond à la forme typique du *Danaus chrysippus* africain et doit être considéré comme le caractère nominatif.

On distinguera donc, dans la suite de ce travail, les *Danaus chrysippus* africains de la morphe typique *aegyptius* à caractère « *aegyptius* » et les individus de la même morphe à caractère « *liboria* ». Cette discrimination, d'ordre quantitatif, et la variation géographique qui lui correspond feront l'objet d'une étude biométrique (p. 610).

N. B. — Les formes *chrysipellus* Strand, 1910, et *witteellus* d'Overlaet, 1955, présentent un caractère « *aegyptius* » extrêmement marqué ; ce cas est relativement rare. Les formes *axantha* Hayward et *candidata* Hayward, 1922, représentent des individus respectivement foncés et clairs de la morphe *aegyptius*.

2. **Morphe** *alcippus* Cramer, 1777

Les individus de cette forme diffèrent de ceux de la morphe précédente par la plage blanche des ailes postérieures (fig. 3 : aile postérieure) ; ils possèdent un système de coloration apicale complet ; ils peuvent aussi présenter les caractères « *aegyptius* » et « *liboria* » et feront l'objet d'un paragraphe spécial lors de l'étude biométrique de cette variation continue.

Je désigne par *trans. ad alcippus* les formes de transition entre la morphe fondamentale *aegyptius* et la morphe *alcippus*, c'est-à-dire les formes marquées à l'aile postérieure d'une plage blanche plus ou moins réduite. (Moore appelle *alcipoides* (décrits du Népal, 1883) des individus *trans. ad alcippus* à caractère « *liboria* ».)

3. **Morphe** *dorippus* (*Euploea dorippus* Klug, 1834)

Cette forme très caractéristique présente une aile antérieure jaune orangé ; la bande subapicale blanche est absente ainsi que l'aire apicale brun foncé (fig. 3 : aile antérieure).

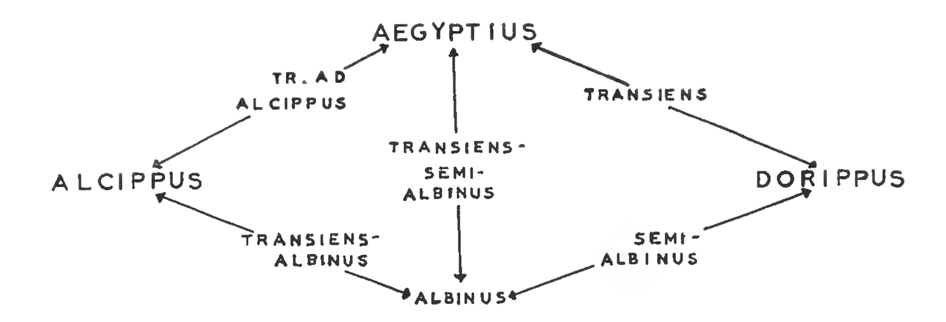
N. B. — La forme *infumata* Aurivillius, 1910 (*Limnas klugii* Butler, 1885) est une variété de coloration, le fond étant plus foncé dans les aires basales et cellulaires. La forme *transiens* Suffert, 1900, est une forme de transition entre les morphes *aegyptius* et *dorippus* : elle présente des traces d'espaces blancs subapicaux, visibles surtout à la face inférieure de l'aile.

Les formes *albinus* (Lanz, 1886) (fig. 3) et *semi-albinus* Strand, 1910, présentent le caractère « *dorippus* » à l'aile antérieure et le caractère « *alcippus* » ou « *trans. ad alcippus* » à l'aile postérieure. On trouve aussi des individus combinant les caractères des formes *transiens* et *albinus*.

Il ressort de la description de ces différentes formes que, indépendamment des variations quantitatives (extension des espaces blancs qui sera étudiée plus loin), on obtient trois groupes de caractères principaux déterminant les trois morphes :

Caractères fondamentaux « *aegyptius* » (apex noir, bande subapicale, aile postérieure sans plage).
Caractère « *dorippus* » (apex jaune, sans bande subapicale).
Caractère « *alcippus* » (plages blanches des ailes postérieures).

Les relations morphologiques existant entre toutes ces formes peuvent se traduire par le schéma suivant :



Génétiquement, l'existence des trois formes principales semblerait pouvoir s'expliquer par la superposition des caractères mutants « *alcippus* » et « *dorippus* » aux caractères de la forme fondamentale. L'intervention d'un déterminisme multifactoriel pourrait expliquer la réalisation de toutes les formes intermédiaires, avec ou sans intervention d'une expressivité variable.

On trouvera au chapitre IV une analyse des relations géographiques existant entre les différentes formes principales et certaines formes dites de transition ; cette étude nous permettra de déterminer le degré d'isolement écogéographique de ces formes et de leur attribuer une position taxinomique, déjà entrevue ci-dessus, qui correspond à l'esprit de la *systématique évolutive*.

II. ÉTUDE DE LA VARIATION DE L'EXTENSION DES ESPACES BLANCS : CARACTÈRES « AEGYPTIUS » ET « LIBORIA »

A. — Introduction

Avant d'aborder l'exposé des arguments qui m'ont permis de répartir les *Danaus chrysippus* africains en trois morphes, j'étudierai dans ce chapitre l'aspect biométrique de la variation des systèmes d'espaces blancs et la distribution de cette variation afin de déterminer la valeur systématique des caractères ci-dessus décrits : « *liboria* » et « *aegyptius* » (p. 606).

Rappelons que la forme *liboria* Hulstaert, 1931, se distingue de la forme africaine typique *aegyptius* Schreber, 1759, par une série d'espaces blancs subapicaux plus large, avec l'espace *4* rectangulaire et accolé sur une bonne longueur à l'espace *5*, au lieu d'une série d'espaces blancs subapicaux réduite et l'espace *4*, subcirculaire, isolé de *5* (cf. Aurivillius, 1928).

Cette forme *liboria* a été citée de la région malgache où elle est largement prédominante. Elle a d'abord été décrite en tant que variété, puis mise au rang de sous-espèce par de nombreux auteurs, bien que l'on connaisse sa présence avec la forme typique dans le sud-est africain.

B. — Étude préliminaire

Dans un travail d'approche pour l'étude de ces deux formes de la systématique classique, j'ai réparti les 728 *Danaus chrysippus* de la morphe fondamentale *aegyptius* de la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, en fonction du caractère « extension des espaces blancs ».

Cette répartition a été faite par comparaison avec quatre individus choisis de manière à définir quatre classes recouvrant l'ensemble de la variation de ce caractère :

— classe 1 : à extension réduite des espaces blancs ; elle correspond au caractère « *aegyptius* »,
— classe 2 : extension intermédiaire « *trans. ad aegyptius* »,
— classe 3 : extension intermédiaire « *trans. ad liboria* »,
— classe 4 : extension plus large des espaces blancs ; cette classe correspond au caractère « *liboria* ».

En attribuant aux papillons rangés dans chacune de ces classes un coefficient égal au rang de celles-ci, il a été calculé pour les populations de chaque pays africain un coefficient moyen ou moyenne de l'extension des espaces blancs en fonction des classes arbitraires choisies (tabl. I).

Il est parfois bien difficile de ranger certains de ces papillons dans telle ou telle classe, tant les formes intermédiaires sont nombreuses. Cette difficulté provient : de la progression parfaitement continue de la variation de l'extension de la bande subapicale ; du fait que la forme de l'espace *4* est très variable (il peut être, quelle que soit son extension, rattaché ou isolé de *5*). On n'a donc pas tenu compte de ce critère qualitatif.

Vu ces considérations, j'ai été surpris de voir que quelques auteurs, comme Talbot ou Overlaet, avaient pu ranger les populations qu'ils étudiaient en deux séries *liboria* et

aegyptius ! Il est d'ailleurs remarquable que la collection du Musée de l'Afrique centrale, Tervuren, rangée en fonction de ces caractères, se répartit à peu près comme suit : total de la morphe *aegyptius* : 1 250, comprenant

335 individus à caractère « *aegyptius* » ;
425 individus à caractère « *liboria* » ;
490 (!) individus à caractère « transition ».

Les résultats de cette étude préliminaire nous montrent que le caractère « *liboria* » existe dans tous les pays et même qu'il y est dominant, sauf en Éthiopie et en Ouganda. Il est présenté par la quasi-totalité des *Danaus chrysippus* de la région malgache.

Tableau I. — Moyenne de l'extension de la tache *4* en fonction des classes choisies. (Seules les populations suffisamment importantes ont été étudiées.)

Populations	Effectif N	Effectif des classes n1	n2	n3	n4	$\frac{1n1+2n2+3n3+4n4}{N}$ (coeff. moyen)
Égypte	29	2	5	16	6	2,9
Éthiopie	10	6	4			1,4
Iles Canaries	5	2	3			1,6
Gabon	58	23	8	8	19	2,4
Congo	13	2	1	2	8	3,2
Cabinda	7		2	1	4	3,2
Zaïre	30	9	5	7	9	2,5
Angola	23		4	5	14	3,4
Ouganda	29	16	11		2	1,6
Kenya	38	13	14	5	6	2,1
Tanganyika	34	12	10	6	6	2,1
Rhodésie	16	2	1	1	12	3,4
Mozambique + Malawi	8			2	6	3,7
Afrique du Sud	20	4	2	2	12	3,3
Comores	35	1	1	3	30	3,8
Madagascar	243	1	4	6	232	3,9
Ile Maurice	93	2	5	2	84	3,8
La Réunion	15			1	14	3,9

L'étude géographique de la répartition des moyennes révèle une variation progressive dans l'espace de la fréquence respective des deux caractères (fig. 4).

Remarque : Overlaet, sur 848 *Danaus chrysippus* du parc de l'Upemba (Katanga, sud du Zaïre), compte 194 *aegyptius* et 631 *liboria*. Il exprime le rapport *liboria/aegyptius* qu'il trouve égal à 3.25.

Le même calcul appliqué aux exemplaires dont je dispose au Muséum national, Paris, provenant du nord du Zaïre, donne un rapport de 2,3 ($= \frac{n3 + n4}{n1 + n2}$). Par ailleurs, Overlaet affirme que les deux formes se trouvent côte à côte dans les mêmes localités, et que l'altitude n'a aucune influence sur leurs fréquences. Cette étude semble corroborer l'ensemble de mes résultats.

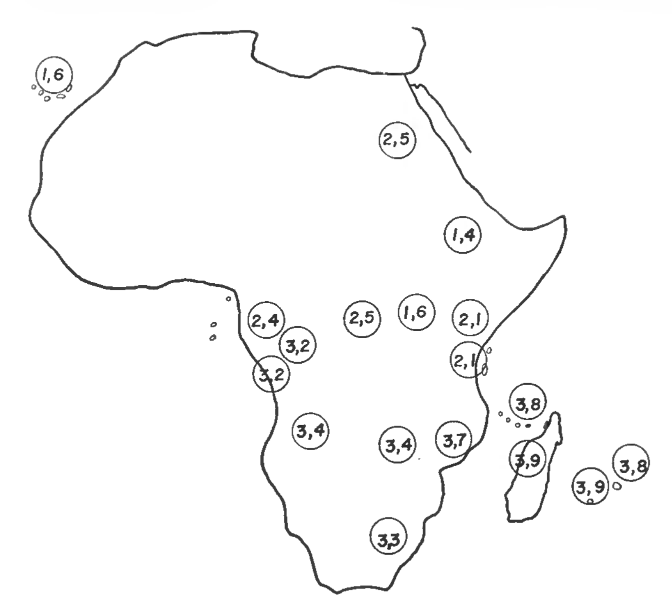


Fig. 4. — Représentation géographique de l'extension des espaces blancs pour les populations de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* de chaque pays. Les individus sont répartis en 4 classes :
classe 1 : extension des espaces blancs à caractère « *aegyptius* »,
classe 2 : extension des espaces blancs à caractère « *trans. ad aegyptius* »,
classe 3 : extension des espaces blancs à caractère « *trans. ad liboria* »,
classe 4 : extension des espaces blancs à caractère « *liboria* ».
(Pour une moyenne > 2,5 : prédominance du caractère « *liboria* ».)

Ces premières constatations m'ont encouragé à étudier cette variation de l'extension des espaces blancs par une technique plus objective et plus précise.

C. — Principe de l'étude biométrique

J'ai noté précédemment (p. 608) que l'espace *4* accuse au mieux la variation d'importance des espaces blancs. Sa forme étant très irrégulière, son isolement ou sa coalescence par rapport à l'espace *5* étant peu significatifs, c'est par les valeurs de sa surface *s* que j'exprimerai cette variation. Cette mesure a été faite au planimètre sur un calque obtenu au projecteur de profil. Selon l'origine des spécimens, le calque a été pris sur la projection des animaux ou, pour les collections étrangères, sur la projection de photographies en diapositive. Les instruments de mesure n'étaient, en effet, disponibles qu'à Paris.

L'erreur relative commise sur cette mesure, consécutive à l'imprécision du calque, au défaut d'orthogonalité du plan de l'aile et de l'axe optique de l'appareil, à l'état de fraîcheur de l'aile et à la mesure au planimètre est de l'ordre de 2 % (au planimètre $\Delta r < 0{,}01$).

Pour traduire l'extension de cet espace, il est nécessaire de reporter cette surface *s* à une grandeur de référence liée à la taille de chaque papillon.

1. Choix de la grandeur de référence

Le mieux est, naturellement, d'exprimer le rapport s à la surface S de l'aile antérieure. L'extension de l'espace *4* se traduit donc par le rapport S/s. Ceci a été fait pour tous les spécimens mesurés sur photographie au 1/10e, l'aile est alors observable en entier dans le champ du projecteur de profil. Mais, au début de ce travail, la mesure directe de la surface alaire sur les papillons, impossible avec cet appareil, s'est révélée délicate, longue et imprécise ($\Delta r \simeq 3$ %) à l'aide d'un projecteur épiscopique. J'ai donc dû choisir deux grandeurs linéaires mesurables au projecteur de profil et telles que leur produit ne soit pas influencé par les variations de forme de l'aile et par les proportions relatives des nervures. En effet, toute mesure linéaire sur l'aile se repère en fonction de la nervulation dont les proportions sont très variables. De plus, ces mesures dépendent non seulement de la taille de l'aile, mais aussi de sa forme.

Le calcul de la corrélation entre la surface de l'aile antérieure et différentes mesures linéaires envisagées (longueur de l'antenne, longueur de la cubitale supérieure, etc.) a été effectué dans une population d'une trentaine de papillons. Il m'a amené à retenir les deux grandeurs suivantes (voir fig. 5) :

— *hauteur de l'aile à l'aplomb de l'apex cellulaire* : Hc prise perpendiculairement au bord interne de l'aile ;

— *longueur de la cellule* : Lc de la base de la nervure anale, plus facilement repérable, à l'angle apical de la cellule, naissance de la première médiane.

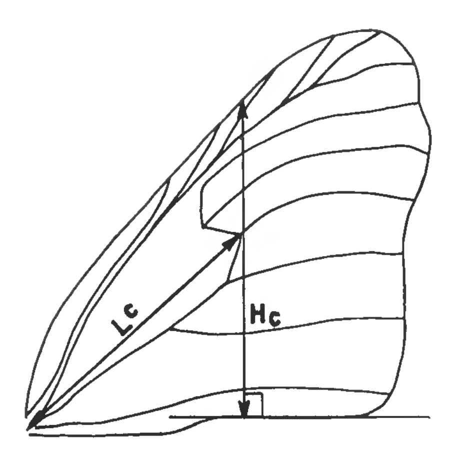


Fig. 5. — Schéma de la nervulation de l'aile antérieure avec la désignation des deux grandeurs de référence retenues.

Malgré quelques imprécisions dues à la difficulté, parfois, de repérer la base de la nervure anale, ou d'établir la perpendiculaire de la hauteur Hc au bord interne de l'aile antérieure, souvent sinueux, l'erreur relative sur ces mesures reste très acceptable, de l'ordre de 1 %.

Le coefficient de corrélation entre la surface de l'aile S et la longueur de la cellule Lc :

$$r\ (S,\ Lc) = \frac{\text{covariance}\ (S.\ Lc)}{\text{écart type}\ S. \times \text{écart type}\ Lc}\ \text{est égal à}\ 0{,}95.$$

La corrélation entre la surface de l'aile S et la hauteur Hc est exactement du même ordre : $r\ (S,\ Hc) = 0{,}95$.

Outre leur bonne corrélation avec la taille du papillon, ces deux grandeurs présentent l'avantage de varier en sens inverse l'une de l'autre lorsque la forme de l'aile varie :

Lc est grand et Hc petit pour une aile élancée,
Lc est petit et Hc grand pour une aile massive.

Ainsi, le produit $P = Lc \times Hc$ doit montrer une meilleure corrélation avec la surface alaire que chacun de ses termes. En effet le coefficient de corrélation $r\ (S,\ P)$ est égal à 0,97.

Ce produit P permettra donc, par référence, de traduire l'extension de la surface s de l'espace *4* sous la forme du rapport P/s pour tous les papillons mesurés par observation directe, plus particulièrement ceux du Muséum national, Paris.

Cette grandeur de référence P présente l'avantage d'être exprimée par un nombre de même dimension qu'une surface et d'être, pour chaque individu, de valeur voisine de sa surface alaire S. On peut donc concevoir le rapport P/s comme approximativement égal à S/s.

2. **Expression des résultats**

Pour l'étude biométrique des caractères « *aegyptius* » et « *liboria* », j'ai exprimé l'importance relative du développement des systèmes d'espaces blancs par la valeur du rapport P/s ou, lorsqu'il s'agit de papillons des collections étrangères mesurés sur documents photographiques, S/s. La technique de mesure sur diapositives s'étant révélée plus rapide et surtout plus pratique puisqu'elle réduit au minimum les manipulations des spécimens, elle a été également employée pour les individus de la morphe *alcippus* du Muséum national, Paris.

Ainsi à chaque individu est attribué un nombre entier compris entre 10 et 120, c'est-à-dire que l'aile antérieure droite a une surface de 10 à 120 fois plus grande que la surface de l'espace *4* de cette même aile (à part quelques valeurs extrêmes ; au Muséum national, Paris, un spécimen a un $P/s = 218$!).

La forme *liboria* est caractérisée par les valeurs les plus basses de P/s : on peut admettre que pour $P/s \leq 40$, on a affaire sans équivoque à un *Danaus chrysippus aegyptius* de caractère « *liboria* » et pour $P/s \geq 55$, de caractère « *aegyptius* » net.

Pour comparer ces valeurs avec les valeurs de S/s obtenues par la méthode de mesure sur photographies, il a été nécessaire de faire intervenir un coefficient de conversion établi en fonction du rapport de la surface alaire S au produit P. Ce rapport S/P, relativement constant, a été calculé pour différentes populations et se révèle égal à 1,24 ($\sigma = 0{,}07$).

3. **Fidélité des deux méthodes employées**

Un test de fidélité a été fait sur des populations du Muséum de Paris traitées par les deux méthodes utilisées : mesure directe sur l'insecte et calcul de P/s ; mesure sur photo-

graphie et calcul de S/s. Les mesures, étant faites à différents grossissements, doivent être ramenées à la taille réelle puis converties grâce au coefficient c calculé ci-dessus. La comparaison des résultats atteste la fidélité des deux méthodes.

TABLEAU II. — Comparaison des deux méthodes employées.

		MÉTHODE DIRECTE	MÉTHODE PAR PHOTO	Δ %
Pop. du Dahomey	29 ♀	$\bar{x}P/s$ = 60,5	$\bar{x}S/s \times c$ = 61,5	1,6 %
Pop. du Dahomey	32 ♂	63,2	61,9	2,0 %
TOTAL	61	61,9	61,7	0,3 %

4. **Précision des résultats**

Pour les deux méthodes de mesure, la précision théorique sur les rapports P/s ou S/s est de l'ordre de 4 %. En fait, d'après des séries de mesures effectuées, elle se révèle meilleure, de l'ordre de 2 %.

D. — RÉSULTATS

1. **Valeur systématique des caractères « *aegyptius* » et « *liboria* »**

L'étude de la distribution de tous les individus de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* d'une collection, en fonction de l'extension de l'espace *4*, c'est-à-dire en fonction de P/s, montre que la variation de ce caractère est continue et laisse supposer que son déterminisme génétique est multifactoriel. La figure 6 présente cette distribution pour la collection du Muséum national, Paris, qui possède des spécimens provenant de l'ensemble du

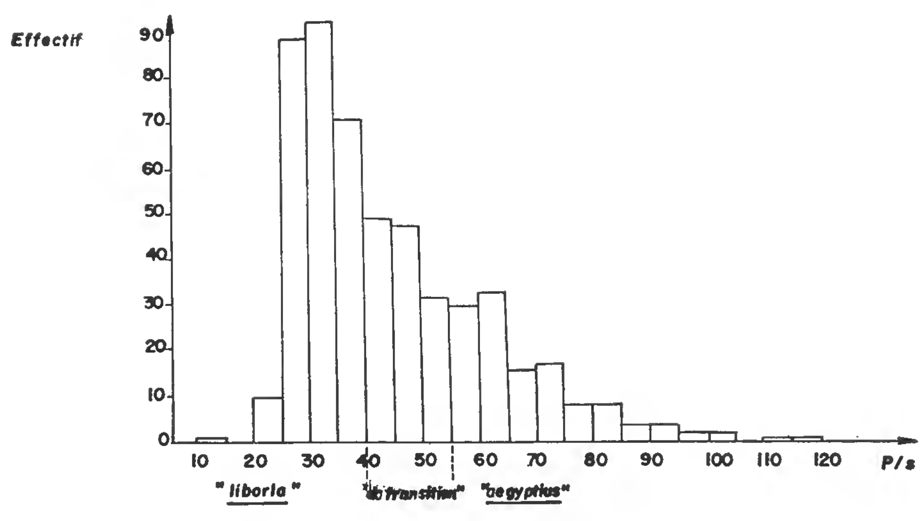


FIG. 6. — Répartition des *Danaus chrysippus aegyptius*, morphe nominative, de la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, en fonction de l'extension de l'espace *4*.

territoire africain. Néanmoins, le matériel reste insuffisant, ce qui provoque des irrégularités dans la distribution. Certaines régions sont très faiblement représentées, d'autres ont fourni un matériel très abondant, telle la région malgache, ce qui provoque une augmentation exagérée de l'effectif des classes correspondant aux exemplaires nettement « *liboria* ».

Pour se rapprocher au maximum de la distribution réelle de ces caractères « extension des espaces blancs » au sein de l'ensemble africain de la morphe *aegyptius* de l'espèce *Danaus chrysippus*, il est nécessaire de pallier ces hasards d'échantillonnage en ramenant, par une simple règle de trois, chaque population régionale suffisamment importante à une même taille (d'environ 30 individus).

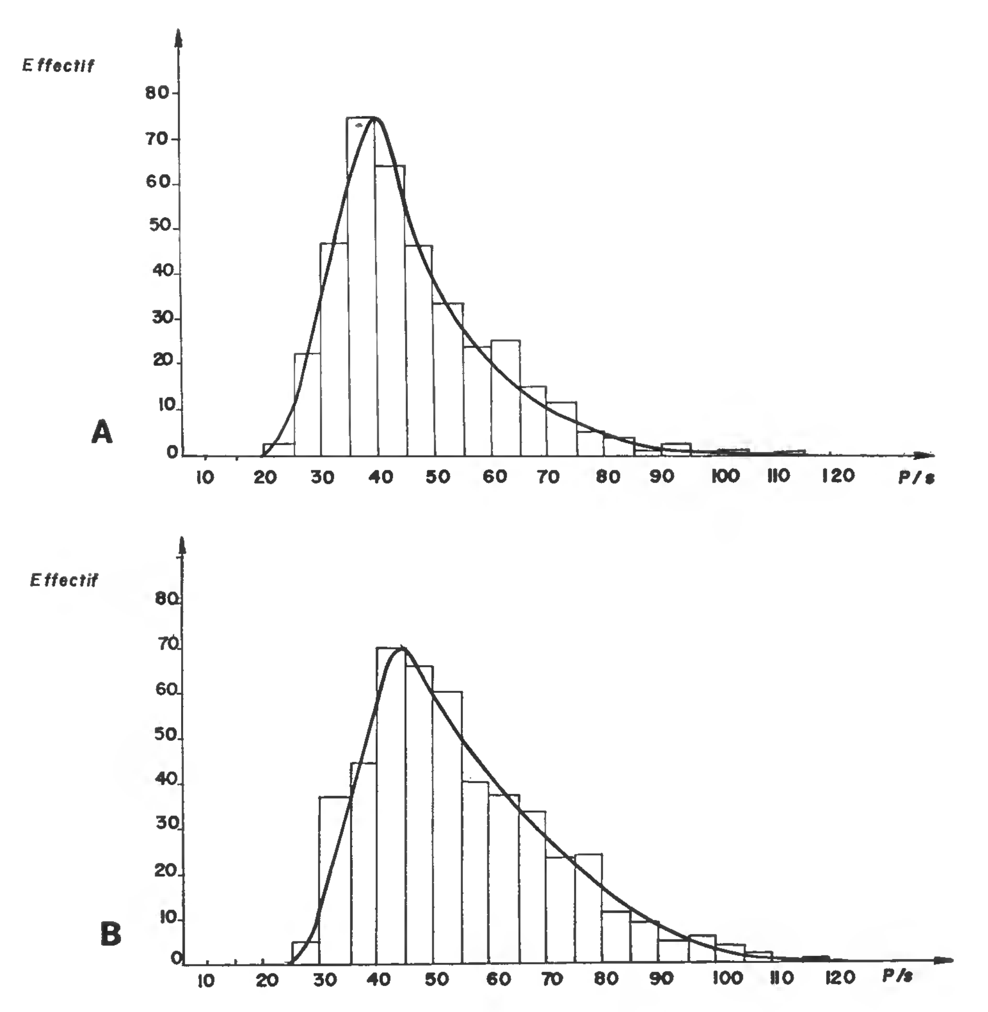


Fig. 7. — Distribution théorique de l'ensemble *Danaus chrysippus*, morphe *aegyptius*, en fonction de l'extension des espaces blancs.
A : Courbe obtenue par l'étude du matériel du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
B : Courbe obtenue par l'étude du matériel du British Museum (Nat. Hist.).

Cette opération a été faite pour les différentes populations de la collection du Muséum national, Paris. On peut ainsi évaluer la distribution théorique cherchée (fig. 7). Cette courbe de distribution est bien continue, en cloche, mais dissymétrique : les facteurs responsables du caractère « *liboria* » ($P/s < 40$) seraient plus nombreux que les facteurs opposés dans la morphe *aegyptius* de *Danaus chrysippus*. Le même travail effectué avec le matériel du British Museum (N. H.) confirme ce résultat (fig. 7 B). Le décalage observé s'explique bien par l'absence totale, dans ce muséum, de matériel malgache fortement *liboria*.

Compte tenu de la faiblesse des effectifs totaux utilisés pour l'élaboration de cette courbe, de l'extrapolation faite et de la différence des méthodes de mesure, la concordance de ces deux courbes semble fort satisfaisante.

Comme l'étude préliminaire l'avait laissé pressentir, on ne peut attribuer aux caractères « *liboria* » et « *aegyptius* » de valeur systématique rigoureuse : *ce ne sont que les extrêmes d'une variation continue.*

Cependant, certains auteurs ont cru devoir en tenir compte pour distinguer quelques

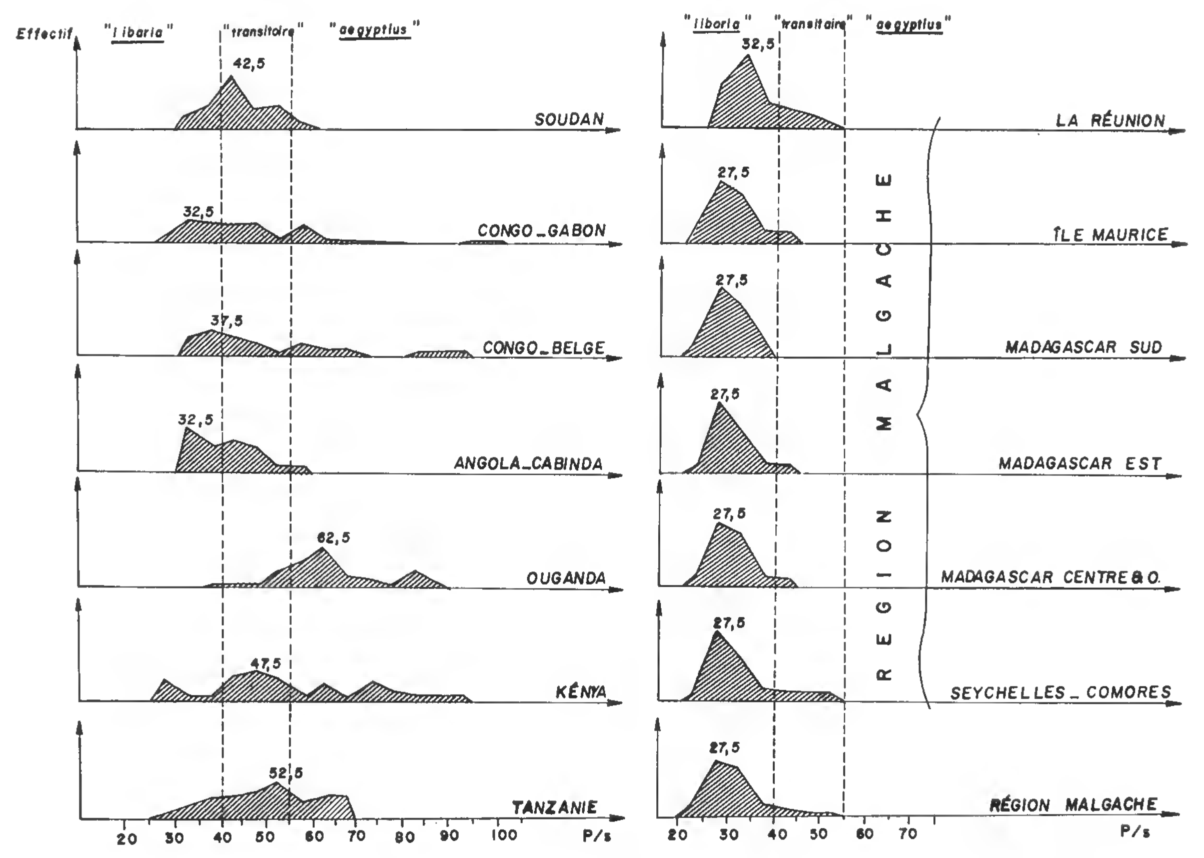


FIG. 8. — Distribution de P/s dans les échantillons des pays représentés dans la collection du Muséum national, Paris ; chaque échantillon a été ramené à une taille de 30 ; le mode est indiqué.

populations puisque, en effet, cette extension des espaces blancs se distribue différemment suivant les régions : c'est ce problème que nous allons maintenant aborder.

2. **Variation géographique de l'extension des espaces blancs**

Il apparaît qu'un regroupement naturel des populations en fonction de la proximité des stations de capture, et en dépit des frontières administratives, permet d'utiliser un maximum de matériel et donne des populations plus homogènes, plus représentatives de la réalité qu'un groupement effectué dans le cadre des pays suivant le rangement habituel des collections (fig. 8).

L'extension géographique des treize groupes ainsi reconstitués est représentée sur la carte de l'Afrique (fig. 9), avec l'indication de la moyenne du rapport *P/s* pour chacun d'eux.

Tableau III. — Regroupement des populations et moyenne de *P/s*.

Groupe	Populations	Effectif	Moyenne P/s
I	Gabon	36	56,7
II	ex-Congo français	26	46,8
III	Cabinda, Léopoldville	28	41,2
IV	Angola	23	40,4
V	Ouganda	32	61,1
VI	Est du Congo	19	58,7
VII	Kenya	28	58,9
VIII	Tanzanie	44	49,6
IX	Éthiopie	12	64,5
X	Soudan, Égypte	27	45,7
XI	Rhodésie, Malawi, Botswana	22	39,6
XII	Mozambique, Union Sud-Africaine	21	44,9
XIII	Madagascar sud-ouest	30	31,1

La distribution de *P/s* dans ces nouvelles populations a été étudiée (fig. 10). On montre ainsi clairement la progression sur le continent africain de la répartition relative des caractères « *aegyptius* » et « *liboria* ».

Ces résultats ont été complétés par ceux obtenus lors de l'étude biométrique du matériel de la collection du British Museum (N. H). Elle a bien souvent une origine différente et permet ainsi d'améliorer la vision de la variation géographique de l'extension des plages blanches. J'ai, cette fois, traité directement cette collection dans le cadre des limites territoriales. De ce fait, les populations géographiques de l'une et l'autre collection ne correspondent donc que rarement. Quand cela se produit, le faible écart observé entre les deux moyennes correspondantes de *P/s* est, dans l'ensemble, satisfaisant et nous avons là une confirmation des résultats obtenus au Muséum national, Paris.

On peut voir l'ensemble des résultats sur la figure 11 : les chiffres des moyennes sont approximativement placés au centre de la zone des populations concernées. Ces résultats recouvrent sensiblement toute la zone habitée par la morphe *aegyptius* et on peut voir une nette variation de l'extension des espaces blancs : partant d'une région centrale à carac-

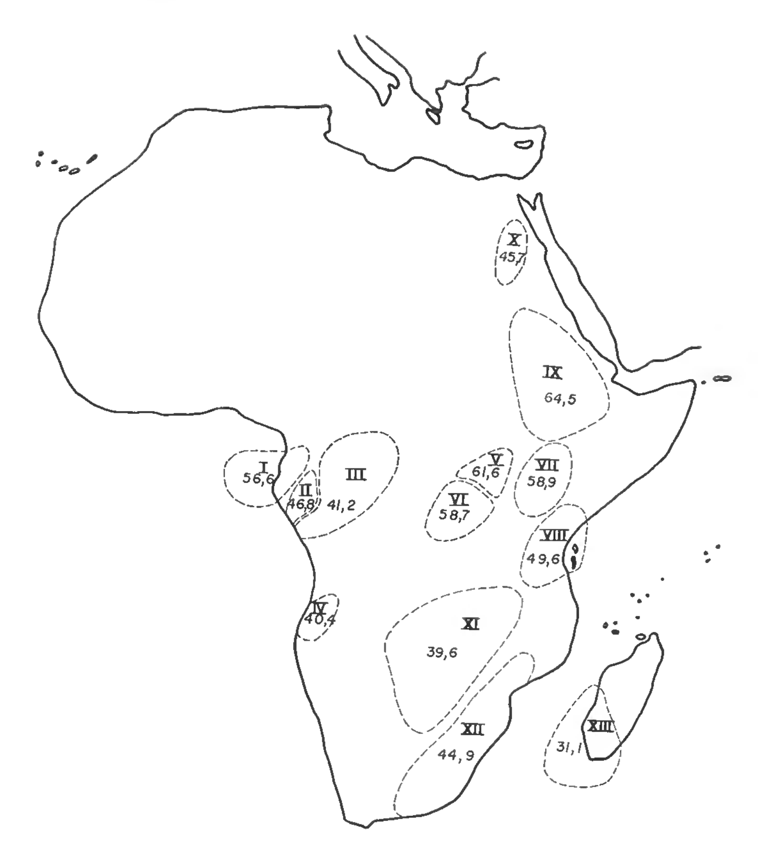


Fig. 9. — Zones correspondant aux populations regroupées (avec indication de la moyenne de *P/s*).

tère fortement « *aegyptius* » (Éthiopie, Soudan, Sud-Ouganda) les moyennes de *P/s* ont tendance à régresser, particulièrement vers le sud où l'on trouve à l'extrême des populations essentiellement « *liboria* ». Cette tendance est moins nette vers le nord où l'on voit même apparaître une évolution inverse chez les populations paléarctiques et chez celles du Proche-Orient (cf. Canaries : $P/s = 58{,}2$; $\sigma = 8{,}8$).

L'abondant matériel congolais mis à ma disposition au Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren, m'a permis d'étudier la variation de la moyenne de l'extension des espaces blancs entre des populations assez proches. Les données acquises par ce travail sont portées sur la carte du Zaïre (fig. 12). On voit que la progression de cette variation reste nette et régulière, et suffisamment continue pour être suivie à de faibles distances. Les moyennes obtenues correspondent correctement aux résultats précédents.

La variation agissant dans la direction NE-SW, on note une irrégularité légère de la progression entre les groupes VII et VIII. On retrouve une irrégularité semblable pour la population du Nord-Est angolais. Il est difficile d'établir s'il s'agit d'une erreur de mesure ou d'une erreur statistique ou encore si cette discontinuité est réelle.

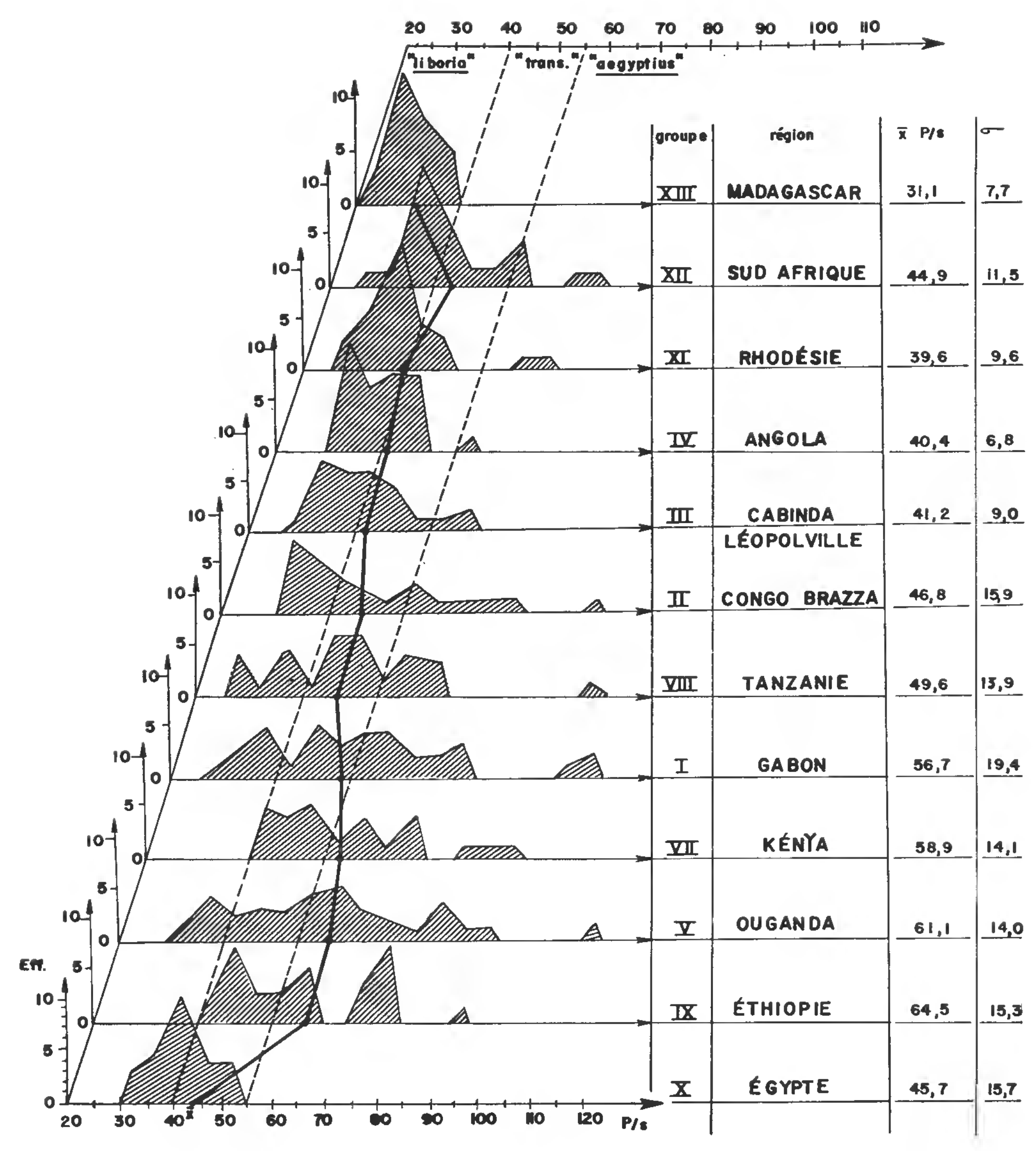


Fig. 10. — Distribution de *P/s* dans les populations regroupées (échantillons ramenés à une même taille).



FIG. 11. — Moyenne du rapport *P/s* de toutes les populations étudiées de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius*.

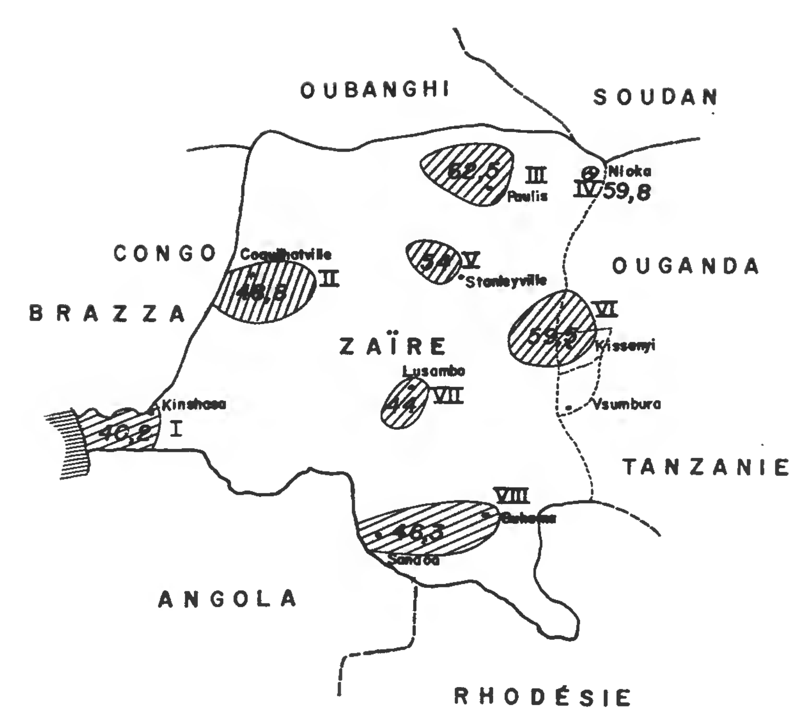


Fig. 12. — Moyenne du rapport *P/s* des populations localisées du Congo ex-belge à partir de la collection des *Danaus chrysippus*, morphe *aegyptius*, du Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren.

Tableau IV. — *Danaus chrysippus* « *aegyptius* » morphe *aegyptius*. — Moyenne *P/s*. Ensemble des résultats obtenus au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Groupe	Populations	Effectif	Moyenne *P/s* ± Erreur standard	Écart type	Variance
I	Gabon	36	56,7 ± 3,2	19,4	379
II	Congo	26	46,8 ± 3,1	15,9	252
III	Cabinda, Léopoldville	28	41,2 ± 1,7	9,0	82
IV	Angola	23	40,4 ± 1,4	6,8	47
V	Ouganda	32	61,1 ± 2,5	14,0	196
VI	Zaïre	19	58,7 ± 5,2	22,0	488
VII	Kenya	28	58,9 ± 2,7	14,1	200
VIII	Tanzanie	44	49,6 ± 2,1	13,9	195
IX	Éthiopie	12	64,5 ± 4,6	15,3	235
X	Soudan, Égypte	27	45,7 ± 3,0	15,7	248
XI	Rhodésie, Malawi, Lesotho	22	39,6 ± 2,0	9,6	92
XII	Mozambique, Union Sud-Africaine	21	44,9 ± 2,5	11,5	132
XIII	Madagascar Sud-Ouest	30	31,1 ± 1,4	7,7	60

Tableau V. — Résultats obtenus au British Museum (Natural History).

Populations	Eff. n	$\times$ P/s $\pm$ e σ	σ	σ^1
Canaries	16	58,2 ± 2,2	8,8	78,9
Grèce — Turquie	13	54,4 ± 6,8	23,7	564,4
Chypre — Syrie	21	50,5 ± 5,1	14,2	202,5
Égypte	16	53,0 ± 2,7	10,4	110,0
Éthiopie	15	69,5 ± 4,6	17,4	304,3
Le Caire	21	65,6 ± 4,3	19,5	383,2
Soudan	21	67,9 ± 5,1	23,2	539,8
Ouganda	18	62,6 ± 3,8	16,0	257,0
Kenya	25	61,9 ± 3,4	16,9	287,1
Tanzanie	54	52,6 ± 3,2	23,8	571,1
Malawi	21	45,7 ± 3,1	16,2	262,4
Rhodésie	16	46,4 ± 2,5	9,9	98,5
Afrique du Sud	64	43,7 ± 1,2	9,6	92,6
Angola Nord	16	50,1 ± 3,6	14,1	200,2
Sainte-Hélène	14	45,0 ± 2,2	8,1	65,6
Annobon, Saint Thome, Ogoué	31	62,2 ± 2,7	15,2	231,5
Zaïre	36	51,5 ± 2,7	16,2	264,4
Arabie	25	50,3 ± 3,5	17,3	302,2

Tableau VI. — Résultats obtenus au Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren.

Groupe	Populations	Eff. n	$\times$ P/s $\pm$ e σ	σ	σ^2
I	Kinshasa	26	40,2 ± 6,6	6,6	44,2
II	Coquilhatville	48	48,8 ± 2,6	18,0	324,3
III	Paulis	20	62,5 ± 2,6	13,5	184,0
IV	Nioka	73	59,8 ± 1,8	15,6	245,7
V	Stanleyville	13	54,0 ± 2,2	7,9	63,3
VI	Kissenyi	44	59,5 ± 3,0	19,8	394,3
VII	Lusambo	33	44,0 ± 1,9	11,2	127,1
VIII	Sandoa	43	46,3 ± 1,7	11,0	122,6
	Ensemble Zaïre	300	52,5 ± 0,04	14,6	215,6

E. — Conclusion

Cette étude biométrique confirme le fait que l'extension des espaces blancs chez *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* varie progressivement sur le continent africain avec, du point de vue de son déterminisme, un maximum de facteurs majorants (voire uniquement de tels facteurs) dans la région malgache et un maximum de facteurs minorants en Éthiopie. Entre ces deux pôles, on observe une répartition progressive dans la fréquence de ces facteurs. C'est là le schéma d'un *cline génétique* dans le sens d'Huxley (1938). Ainsi, cette



Fig. 13. — Essai de tracé des isoclines d'après l'ensemble des données acquises sur l'extension des espaces blancs dans les populations géographiques de *Danaus chrysippus aegyptius*, morphe nominative.

constatation nous conduit à rejeter le statut taxinomique de sous-espèce admis antérieurement par certains auteurs pour la forme « *liboria* » (à une époque, il faut le rappeler, où la notion de sous-espèce n'avait pas son sens actuel, mais plutôt, dans l'esprit de ces auteurs, un sens correspondant à la notion de « *socius* » de Crampton).

Il ne semble pas valable de conserver les termes « *liboria* » et « *aegyptius* » pour désigner comme morphes, les populations extrêmes d'une variation continue. A mon sens, ces termes désignent des caractères, sans doute génétiques, diversement exprimés chez les individus de *Danaus chrysippus*.

La figure 13 donne une représentation cartographique de ce cline. En utilisant l'ensemble des résultats, j'ai pu essayer de tracer les isoclines de la variation de l'extension des espaces blancs.

Pour clore cette étude biométrique, il a paru intéressant de l'étendre à la morphe *alcippus* chez qui les mêmes espaces blancs existent, mais présentent une faible variation d'extension. En effet, les mesures *P/s* des diverses populations *alcippus* étudiées donnent, excepté en Afrique du Sud, des moyennes dont les valeurs sont situées aux environs de 60.

Toutes ces populations sont donc de caractère « *aegyptius* » net (fig. 14). On peut donc concevoir une liaison génétique entre le caractère « *aegyptius* », système d'espaces blancs réduits à l'aile antérieure, et le caractère « *alcippus* », plage blanche de l'aile postérieure. On peut noter que dans la zone de cohabitation entre les morphes *alcippus* et *aegyptius*, ces derniers présentent aussi une extension faible des espaces blancs, de caractère « *aegyptius* ». Les limites de cette zone de cohabitation coïncident assez rigoureusement avec le tracé de l'isocline 60 (fig. 14).

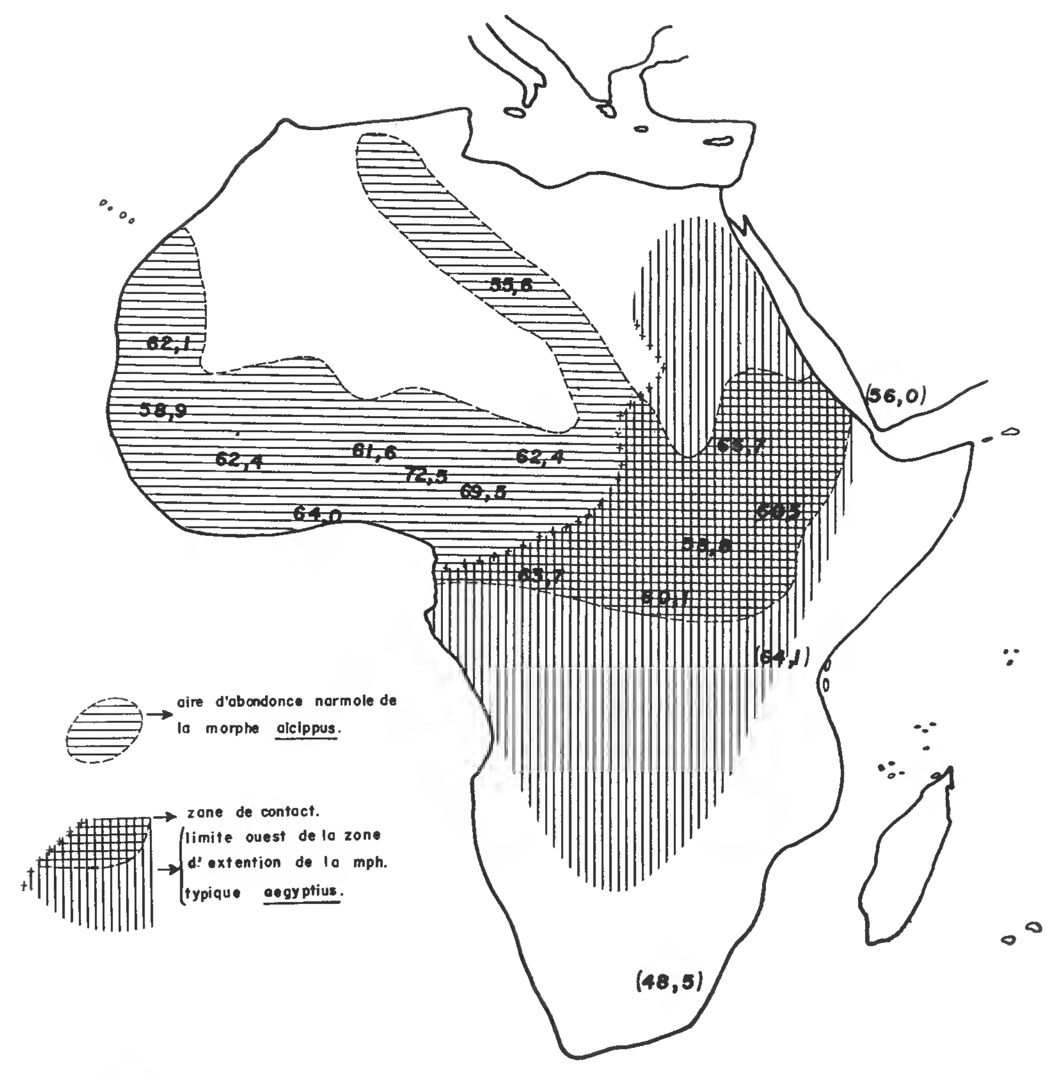


Fig. 14. — Moyenne du rapport P/s pour des populations du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, du British Museum (Nat. Hist.), du Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren, de *Danaus chrysippus aegyptius* morphe *alcippus*.

Tableau VII. — *Danaus chrysippus aegyptius* morphe *alcippus*.
Moyenne P/s = ensemble des résultats.

Populations	Effectif	Moyenne $P/s \pm e\sigma$	σ	σ^2
		Muséum d'Histoire naturelle, Paris		
Mauritanie	15	62,1 ± 3,0	11,3	128,9
Sénégal	32	58,9 ± 1,4	8,0	64,9
Guinée	32	62,4 ± 2,4	13,9	194,0
Ghana-Abidjan	32	64,0 ± 2,6	14,7	217,0
Dahomey	20 ♀	61,6 ± 2,2	11,9	143,5
Dahomey	32 ♂	61,9 ± 2,9	16,5	272,3
Rép. Centrafricaine	32	62,4 ± 2,6	14,5	211,7
Algérie — Tibesti	25	55,6 ± 1,8	8,9	79,6
		Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren		
Zaïre	112	61,2 ± 0,1	12,2	148,9
		British Museum (Natural History)		
Cameroun	16	69,5 ± 3,3	12,9	167,5
Nigeria	16	72,5 ± 3,7	14,4	208,8
Soudan	21	62,0 ± 3,3	15,1	230,2
Ouganda	26	60,5 ± 2,2	11,3	128,0
Kenya-Tanzanie	22	64,1 ± 3,3	15,3	237,0
Afrique du Sud	11	48,5 ± 3,7	11,7	138,7
Arabie	10	56,0 ± 4,9	14,7	217,6

III. VARIATION DE LA TAILLE ET POLYMORPHISME

A. — Introduction

Afin de déceler d'autres arguments taxinomiques, j'ai cherché à mettre en évidence des relations ou des distinctions morphométriques entre les différentes formes africaines de *Danaus chrysippus*.

Une observation rapide des collections suggère que la variation de taille des individus est susceptible de présenter un intérêt biométrique tout particulier.

La mesure de la surface de l'aile antérieure droite, S, semblant fournir l'expression la plus juste de la taille, j'en ai donc étudié la moyenne pour les morphes principales et pour des populations de chacune de ces morphes occupant des aires géographiques différentes.

Cette donnée S étant utilisée dans la précédente étude biométrique, on a vu que les méthodes de mesure employées varient avec la provenance du matériel. La comparaison

des moyennes de *S* obtenues pour les échantillons de la morphe *aegyptius* provenant soit du British Museum (N. H.), soit du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, permet de tester à nouveau la fidélité de ces méthodes :

Tableau VIII. — Comparaison de la moyenne de la surface de l'aile antérieure droite des collections de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* provenant de 2 musées, étudiées par des méthodes différentes.

	Effectif n	$S\text{cm}^2 \pm e$	σ	σ^2
Muséum national, Paris	427	4,72 ± 0,05	0,99	0,99
British Museum	445	4,77 ± 0,03	0,70	0,50

Il semble donc que les deux méthodes de mesure soient fidèles. Les coefficients de conversion utilisés afin de ramener les mesures à la taille réelle semblent appropriés. De ce fait, la comparaison d'échantillons de populations locales correspondantes mais provenant de collections différentes renseigne sur les aléas d'échantillonnage.

Théoriquement, la précision des mesures est de l'ordre de 2 %. En pratique, d'après des doubles séries de mesures effectuées, elle se révèle de l'ordre de 1 % sur les résultats finaux.

B. — Variation de la taille en fonction des caractères « *aegyptius* » et « *liboria* »

Il a paru d'abord intéressant de comparer la moyenne de la surface alaire entre un ensemble de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* à caractère « *liboria* » et un ensemble à caractère « *aegyptius* » :

Tableau IX. — Variation de la taille en fonction des caractères « *aegyptius* » et « *liboria* » chez *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius*.

	$\bar{x}\ S\text{cm}^2 \pm e\ \sigma$	σ	σ^2
Ensemble des *Danaus chrysippus* morphe typique *aegyptius* provenant du British Museum (N. H.)	4,77 ± 0,03	0,70	0,50
Lots provenant du British Museum (N. H.)			
Population à caractère « *liboria* » net (n = 48)	4,99 ± 0,10	0,70	0,49
Population à caractère « *aegyptius* » net (n = 70)	4,61 ± 0,10	0,89	0,80
Lots provenant du Musée Royal de l'Afrique centrale			
Population à caractère « *liboria* » net (n = 55)	5,04 ± 0,08	0,65	0,43
Population à caractère « *aegyptius* » net (n = 74)	4,46 ± 0,09	0,76	0,59

Il semble donc que la différence de taille observée en fonction des caractères de l'extension des espaces blancs soit significative. On peut remarquer que la différence est plus nette dans le cas du Musée Royal de l'Afrique centrale. Ceci s'explique bien si l'on considère

que j'ai utilisé les tris déjà effectués dans les collections, au British Museum (N. H.) en deux catégories : « *aegyptius* » et « *liboria* », et à Tervuren en trois catégories : « *aegyptius* », « *transition* » et « *liboria* ». Par conséquent, les deux ensembles extrêmes du Musée belge ont des caractères plus marqués et, par suite, des différences morphométriques plus nettes.

D'après ces résultats, on peut concevoir une liaison entre la taille et l'extension des espaces blancs. Le coefficient de corrélation entre les deux caractères étudiés, dans une population non triée, est néanmoins faible : $r = 0{,}38$.

C. — Variation de la taille en fonction des différentes morphes

Tableau X. — Variation de la taille en fonction des différentes morphes.

Formes	n	$\bar{x}$ Scm²	$\pm$ e σ	σ	σ²
typique *aegyptius*	445	4,77	0,03	0,70	0,50
trans. ad alcippus	78	4,82	0,06	0,58	0,33
alcippus	78	4,56	0,09	0,81	0,66
dorippus	94	4,83	0,08	0,83	0,69



Fig. 15. — Moyenne de la surface alaire antérieure droite pour les populations de *Danaus chrysippus aegyptius*, morphe *aegyptius*.

Il ne semble pas y avoir de différence de taille significative entre la forme *trans. ad alcippus*, la morphe *dorippus* et la morphe nominative *aegyptius*. En revanche, la morphe *alcippus* est de plus petite taille, significativement différente de celle des autres formes. Ce fait corrobore le point précédent, les *alcippus* présentant généralement le caractère « *aegyptius* ».

D. — Variation géographique de la taille

S'il existe un lien entre le caractère « *aegyptius* », extension réduite des espaces blancs, et le caractère « petite taille », — les précédents résultats semblent le montrer — on peut s'attendre à une variation géographique des moyennes de *S* des populations de *Danaus chrysippus* morphe *aegyptius* qui soit superposable au cline génétique « *aegyptius-liboria* ». En fait, l'observation de la carte, figure 15, où sont reportés les résultats donnés au tableau XI, ne montre aucune variation significative de la taille moyenne des populations. Compte tenu des aléas d'échantillonnage et de la précision des résultats, il semble que la fluctuation de ces moyennes de *S* soit trop faible.

Tableau XI. — Moyenne de la surface de l'aile antérieure droite pour les populations de la morphe *aegyptius* chez *Danaus chrysippus*.

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris					British Museum (N.H.)				
Populations	Eff.	$\bar{x}S$cm² ± e σ	σ	σ²	Populations	Eff.	$\bar{x}S$cm² ± e σ	σ	σ²
Groupe I	36	4,68 ± 0,12	0,75	0,57	Gabon	25	4,62 ± 0,11	0,69	0,38
» II	26	4,35 ± 0,14	0,76	0,59	Angola	16	4,93 ± 0,18	0,73	0,50
» III	28	4,71 ± 0,17	0,88	0,77	Zaïre	37	4,71 ± 0,11	0,69	0,48
» IV	23	4,96 ± 0,14	0,68	0,46	Ouganda	18	4,84 ± 0,16	0,69	0,48
» V	32	5,09 ± 0,09	0,55	0,31	Kenya	25	4,93 ± 0,15	0,75	0,57
» VI	19	4,45 ± 0,16	0,66	0,44	Tanzanie	54	4,83 ± 0,12	0,89	0,79
» VII	28	4,46 ± 0,14	0,78	0,61	Éthiopie	15	4,62 ± 0,24	0,98	0,96
» VIII	44	4,69 ± 0,14	0,97	0,95	Égypte	37	4,94 ± 0,10	0,64	0,42
» IX	12	4,32 ± 0,18	0,63	0,40	Rhodésie	16	4,58 ± 0,19	0,75	0,57
» X	27	4,86 ± 0,13	0,68	0,46	Sud Afrique	64	4,79 ± 0,09	0,76	0,58
» XI	22	4,37 ± 0,19	0,90	0,82	Soudan	21	4,66 ± 0,12	0,54	0,30
» XII	21	4,66 ± 0,16	0,74	0,55	Malawi	21	4,68 ± 0,22	0,98	0,97
» XIII	30	4,77 ± 0,16	0,83	0,73	Arabie	25	4,77 ± 0,13	0,65	0,42
Madagascar C	23	5,08 ± 0,19	0,95	0,91	Canaries	16	4,66 ± 0,19	0,75	0,56
Madagascar N	36	4,89 ± 0,09	0,79	0,62	Turquie	13	4,67 ± 0,18	0,65	0,42
					Chypre	21	4,86 ± 0,14	0,65	0,43
					Sainte-Hélène	14	4,62 ± 0,11	0,43	0,18
Total	427	4,72 ± 0,05	0,99	0,99	Total	445	4,77 ± 0,03	0,70	0,50

IV. ARÉOTYPES DES MORPHES ET DES FORMES INTERMÉDIAIRES DE DANAUS CHRYSIPPUS AEGYPTIUS SCHREBER

A. — La répartition géographique

J'envisage, dans ce chapitre, de délimiter les aires de répartition exactes des formes principales et de leurs intermédiaires afin d'étudier leurs relations géographiques.

Danaus chrysippus aegyptius Schreber est fort heureusement un insecte commun dont le Muséum national à Paris possède plus de 1 700 spécimens. J'ai utilisé en outre le relevé des stations de capture des spécimens du British Museum (N. H.) (à peu près 1 300) et de ceux du Musée de l'Afrique centrale (plus de 2 000). J'ai aussi utilisé des données d'études de faunes entomologiques ou des rapports de mission (plus de 600 spécimens cités).

Ces quelque 5 600 *Danaus chrysippus* se répartissent à peu près comme suit entre les différentes formes :

morphes *aegyptius*	2 800	50 %
morphes *alcippus*	1 600	28,5 %
morphes *dorippus*	950	17 %
forme *trans. ad alcippus*	150	2,5 %
forme *albinus*	100	2 %

Ainsi, cette répartition ne tient compte que de deux variétés à caractères intermédiaires. Les formes *transiens* et *semi-albinus*, respectivement incluses parmi les *dorippus* et les *albinus*, n'étaient pas séparées dans les collections et leur détermination aurait été délicate, sinon impossible car, en dehors du fait que je n'avais pas tous les papillons sous les yeux lors de ce travail, ces formes de fréquence faible présentent tous les intermédiaires possibles.

Avant de présenter les résultats de cette répartition géographique, je dois faire les remarques et les restrictions suivantes :

1° Certaines régions ont été largement explorées, étudiées, parcourues et sont donc représentées par un matériel abondant dans les collections ; d'autres, plus difficiles d'accès ou dépendant de pays pour lesquels je ne dispose d'aucun matériel (provinces d'outre-mer portugaises), sont beaucoup moins représentées dans ces relevés.

On conçoit donc que les collections n'expriment pas toujours exactement l'importance et l'étendue des peuplements.

2° Aucun ramassage systématique n'ayant été fait (sauf peut-être dans le parc de l'Upemba, Overlaet, 1955), les collections ne représentent pas toujours la composition exacte des peuplements, les formes les moins typiques ayant sans doute été les plus prisées.

3° De nombreuses indications de stations n'ont pu être utilisées parce qu'elles étaient trop insuffisamment précises pour être localisées. Dans certains cas où l'indication paraissait précieuse, j'ai quand même utilisé ces données. Parfois, l'authenticité des stations de capture a pu être mise en doute parce qu'elle semblait trop invraisemblable. Certains papillons sont en collection depuis plus d'un siècle, maintes fois rangés... De plus, la dénomination des régions et des États africains a subi de nombreux changements au cours de l'histoire et de la colonisation de ce continent. Elle a été longtemps imprécise et a pu prêter à des confusions (par exemple entre le Soudan français et le Soudan anglais).

4° Enfin, les Danaïdes sont connus pour être capables de faire de longs trajets, malgré leur vol lourd et maladroit. VERITY cite l'installation de *Danaus chrysippus* dans la région de Naples en 1806-1807 : il s'agissait sans doute d'une migration exceptionnelle. Par ailleurs, un spécimen a été capturé, d'après son étiquette, à « 400 miles au nord-est de Sainte-Hélène » ! Voilà qui explique peut-être l'existence d'individus isolés dans des régions inhabituelles.

Néanmoins, l'importance du matériel étudié m'a permis de reporter sur des cartes précises au 1/20 000 000e de très nombreuses stations de capture et les aires de répartition établies me semblent sûres. Peu d'améliorations, je pense, devraient leur être apportées dans l'avenir.



FIG. 16. — *Danaus chrysippus aegyptius* : aire de répartition de la morphe *aegyptius*.

J'ai essayé de faire ressortir cette précision sur des cartes (fig. 16 à 20).

OWEN et CHANTER (1968) publient des aires de répartition des différentes morphes de *Danaus chrysippus* bien plus vastes que celles que j'obtiens. Outre le fait que leur travail semble moins précis, ayant eu moins de spécimens à étudier, il me semble qu'ils n'ont pas distingué les nombreuses régions où *Danaus chrysippus* est très commun, de celles, peu fréquentes, dont on ne dispose que d'une ou quelques captures isolées.



Fig. 17. — *Danaus chrysippus aegyptius* : aire de répartition de la morphe *alcippus*.



Fig. 18. — *Danaus chrysippus aegyptius* : aire de répartition de la morphe *dorippus*.



Fig. 19. — *Danaus chrysippus aegyptius* :
aire de répartition de la variété *trans. ad alcippus.*



Fig. 20. — *Danaus chrysippus aegyptius* :
aire de répartition de la variété *albinus.*

B. — Étude des résultats

Seitz (1906) présente les Danaïdes comme « sans doute un groupe tout à fait moderne, les espèces étant encore en voie de formation ; en dépit de leur vol maladroit, leur aire de dispersion s'étend d'année en année ». Je ne me prononcerai pas sur ce jugement, mais on peut constater que *Danaus chrysippus aegyptius* occupe tout le continent africain, même des îles très éloignées au large, à l'exception unique des déserts arides.

Cependant, il est curieux de constater son absence dans l'Afrique paléarctique : seul *alcippus* est présent dans le Sud algérien. Chnéour (1953), qui affirme avoir recensé tous les Rhopalocères tunisiens, ne le cite pas. Aux îles Canaries *Danaus chrysippus* existe bien ; il est cité aussi de la vallée du Sous (Maroc) et un exemplaire provient de Timmimoun (Algérie) (s'agit-il d'un émigrant exceptionnel ?).

Les *Danaus chrysippus* vivent, semble-t-il, sur toutes les Asclépiadacées, ce qui explique peut-être qu'ils ne soient aucunement inféodés à une aire chorologique précise. De ce point de vue, je n'ai pu trouver aucune explication biogéographique pour aucune des formes. On peut seulement assurer que les deux morphes *alcippus* et *dorippus* ont une extension géographique nettement différenciée de l'aire de répartition de la morphe nominative *aegyptius* : *alcippus* existe seul dans l'Ouest africain et *dorippus* est le seul représentant de l'espèce dans la péninsule somalienne.

Il reste néanmoins très net que ces trois morphes sont sympatriques sur une grande partie de leurs domaines respectifs. On peut constater qu'il existe une zone centrale où les trois morphes se trouvent en abondance. Cette zone comprend l'Ouganda, le Zaïre oriental, le Sud éthiopien et l'ouest du Kénya. Deux à deux, ces morphes ont des territoires communs encore plus vastes.

Quant aux formes de transition, elles semblent réparties dans la zone de recouvrement des morphes dont elles dérivent. Mais *albinus* a tendance à s'étendre sur le domaine de *dorippus* ; de même *trans. ad alcippus* recouvre une partie de l'aérotype propre à *aegyptius*. Il semble que le caractère « *alcippus* » qui marque ces deux formes de transition ait une grande possibilité d'expression dans les morphes *dorippus* et *aegyptius*.

Si *alcippus* et *dorippus* sont deux formes mutantes, dérivées de la forme nominative *aegyptius*, qui tendent à s'isoler par adaptation écologique, la présence d'*albinus*, transition entre ces deux formes, montre qu'aucune barrière génétique ne les sépare encore ou que du moins, *aegyptius* forme un pont génétique entre elles. Owen (1968) a observé un croisement *alcippus* × *dorippus*. Il cite, par ailleurs, la descendance d'une femelle *alcippus* capturée dans la nature : 1 *aegyptius*, 4 *dorippus*, 5 *albinus*.

V. CONCLUSION TAXINOMIQUE SUR LE COMPLEXE POLYMORPHE DE DANAUS CHRYSIPPUS AEGYPTIUS SCHREBER

A. — Discussion du problème taxinomique

Lors de la présentation, au chapitre premier, des différentes formes de l'espèce, j'ai indiqué sous quel statut elles avaient été décrites. Ces statuts, aberration, variété ou forme,

n'avaient pas la prétention de décrire une étape de la spéciation. Ces termes, souvent imprécis, de la systématique classique traduisaient plutôt la fréquence des spécimens capturés.

Moore (1883), devant l'aspect nettement différent des principales formes, en fait des espèces : *Limnas chrysippus* (européen, africain ou indien), *Limnas alcippus*, *Limnas dorippus* ; et il ajoute en nova species : *Limnas alcipoides*, d'allure intermédiaire peu caractéristique (mais qu'il cite du Népal).

Aurivillius (1928) ne garde que *Danaus chrysippus* avec *orientis* (= *liboria*) comme « forme ou sous-espèce », et *Danaus dorippus*.

Hulstaert (1931) cite pour les formes qui nous intéressent de *Danaus chrysippus* 3 sous-espèces : *Danaus chrysippus kanariensis* (îles Canaries) ; *Danaus chrysippus chrysippus* (Grèce insulaire, Asie Mineure, Afrique) avec les formes *alcippus* et *dorippus* ; *Danaus chrysippus liboria* (n. n.) (Inde occidentale et Afrique orientale).

Bryk (1937), avec une nomenclature très élaborée, conclut, pour ce qui nous importe : *Danaus chrysippus* (Asie, Afrique) avec de nombreuses formes et les trois sous-espèces : *dorippus* (Afrique, Syrie, Inde), *kanariensis* (îles Canaries), *liboria* (Est africain, Inde).

Enfin, plus récemment, Talbot (1943), après avoir étudié et classé les *Danaus chrysippus* du British Museum (N. H.), mentionne trois sous-espèces africaines : *aegyptius* (Égypte, Congo, Rhodésie) avec les formes *alcippus*, *aegyptius*, *dorippus* ; *alcippus* (Ouest africain) ; *liboria* (région malgache) ; et plusieurs sous-espèces indiennes dont *Danaus chrysippus chrysippus* (Turquie, Arabie, Transjordanie...).

Il est évident que pour Talbot la notion de sous-espèce a l'ampleur de notre notion moderne de *socius*, tout en ayant une valeur systématique plus importante.

Je pense que le présent travail montre les erreurs commises dans toutes ces révisions.

On ne saurait admettre, d'après la définition moderne du terme, l'existence de plusieurs sous-espèces africaines. La sous-espèce *kanariensis* Fruhstorfer (1898) pourrait être géographiquement isolée, encore que les « *alcipoides* » cités des Canaries pourraient montrer qu'ils ont des relations avec les *alcippus* mauritaniens. Mais dans ce cas la distinction morphologique me semble erronée : « identique à la forme africaine, mais toujours l'abdomen noir au-dessus ». Néanmoins, il n'est pas impossible que la population des îles Canaries, si elle est isolée depuis assez longtemps, soit une sous-espèce dont la distinction ne soit pas encore apparue aux systématiciens ; morphologiquement elle me semble identique.

En raison de l'existence du cline génétique « *liboria-aegyptius* », il n'est pas possible (chapitre II) de faire de ces deux formes extrêmes des morphes différentes, ni surtout des sous-espèces, même si la population malgache présente une allure bien caractéristique.

Il est curieux de noter la localisation, d'après Hulstaert, de la « sous-espèce » *liboria* : Inde continentale et Afrique orientale. Peut-être pourrons-nous un jour retracer l'histoire du peuplement africain par le *Danaus chrysippus*. Il serait séduisant d'imaginer une branche paléarctique : Turquie, Grèce, îles Canaries, une branche africaine (*aegyptius*) par l'Égypte jusqu'au Congo, et une branche indienne (*liboria*) par la région malgache.

Plusieurs auteurs ont fait de *dorippus*, soit une espèce particulière, soit une sous-espèce et Hulstaert (1931), qui le considère comme une forme, le « traite spécialement en fonction de sa nature tout à fait particulière ». Cette morphe est, en effet, bien distincte de la morphe nominative *aegyptius* ; les formes de transition évidentes sont assez rares ; l'adaptation écologique de *dorippus* est remarquable. Cependant, de nombreux couples *aegyptius* ×

dorippus ont été capturés *in copula*. OWEN (1968) montre que ces accouplements sont réguliers, et que la recherche du conjoint parmi les différentes morphes de l'espèce se fait au hasard. Mais il ne dit rien de l'efficacité de ces croisements, ni de leur descendance. La présence, rare, des formes de transition s'expliquerait-elle par un phénomène génétique de dominance imparfaite (expressivité variable) ? OWEN, semble-t-il, n'a pas fait d'élevage suivi sur plusieurs générations. Cette expérience semble pourtant envisageable, le *Danaus chrysippus* se nourrissant de très nombreuses espèces d'Asclépiadacées. VERITY cite le *Vincetoxicum officinalis* (le dompte-venin très commun en France) comme plante alimentaire des larves lors de l'apparition de *Danaus chrysippus* dans la région de Naples en 1806-1807. *Asclepias curassavica* se cultive facilement en France. D'après FRUHSTORFER (*in* SEITZ, IX), l'œuf éclôt au bout de 6 à 9 jours, la chenille vit 12 à 14 jours. *Danaus chrysippus* volerait toute l'année dans les pays suffisamment chauds, sauf en période trop sèche.

Pour conclure ce chapitre de taxinomie, il aurait pu être intéressant de faire l'étude morphologique et biométrique des armures génitales. Malheureusement, il semble que ce caractère soit remarquablement constant chez *Danaus chrysippus*, d'après une dizaine de préparations que j'ai pu faire, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, et qu'il n'y ait là aucun résultat à espérer.

B. — PROBLÈME DU SOUS-ENSEMBLE INDIEN

J'ai admis pour plus de commodité, dans l'étude des populations africaines de *Danaus chrysippus*, l'isolement proposé par TALBOT (1941) des populations indiennes dans la sous-espèce *Danaus chrysippus chrysippus*, par opposition à la sous-espèce africaine *Danaus chrysippus aegyptius* Schreber, 1759.

Le terme nominatif *chrysippus* est réservé à la sous-espèce asiatique, le type de l'espèce étant décrit de la Chine du sud-est (CORBET, 1941) et non d'Égypte (BRYK, 1937).

Néanmoins, la distinction morphologique reposant sur la couleur de fond (jaune miel chez *Danaus chrysippus chrysippus* et ocre rouge chez la sous-espèce *aegyptius*) me paraît délicate. La frontière entre ces deux sous-espèces n'est pas définie : Afrique-Asie ou Perse-Afghanistan ? Cette division demande donc une étude approfondie.

Le cline « *aegyptius-liboria* » semble se poursuivre, avec moins de vigueur vers le sud-est asiatique, plus « *liboria* » (fig. 21). Pour l'étude des populations indiennes, les caractères de ce cline ont été étudiés suivant la méthode décrite dans l'introduction du chapitre II : répartition en quatre classes étalonnées par comparaison avec quatre individus de référence. Pour tester la valeur de cette méthode, j'ai calculé la corrélation entre deux séries de mesures, l'une par comparaison, l'autre par la méthode biométrique : $r = 0{,}93$; il semble donc que cette méthode très simple et rapide soit utilisable.

L'existence des différentes morphes africaines se poursuit en Asie, avec une fréquence plus basse. D'autres formes apparaissent, qui sont décrites comme sous-espèces (fig. 21).

C. — CONCLUSIONS

Avec les réserves émises dans les paragraphes précédents, je retiens donc l'appellation

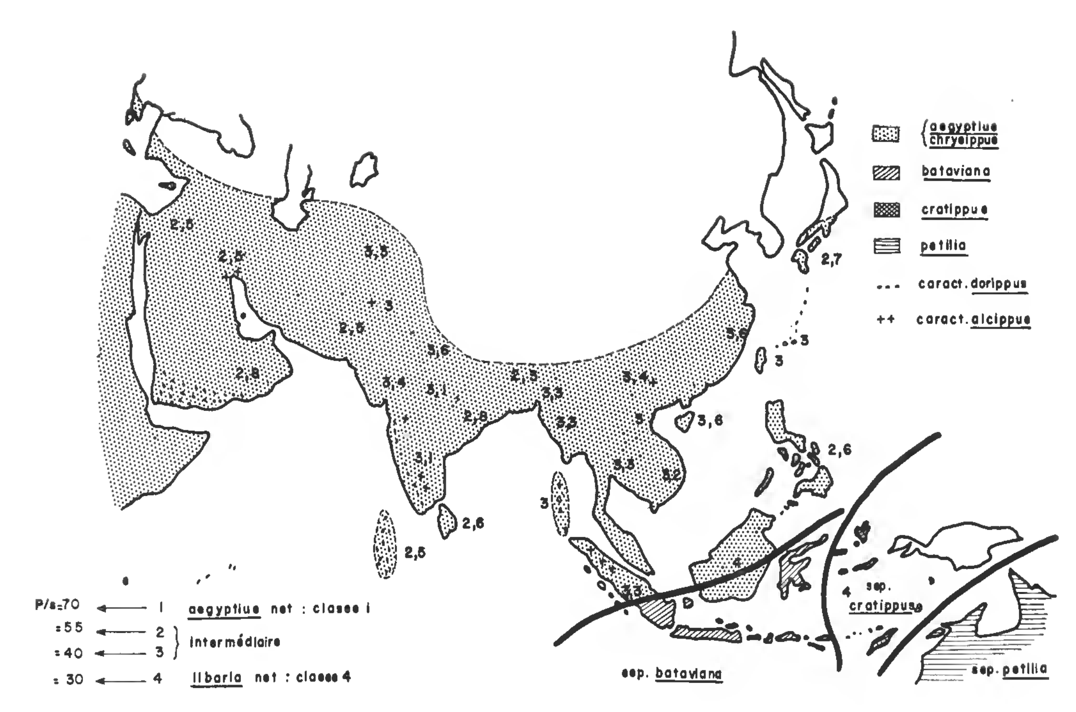


Fig. 21. — Moyenne des populations en fonction de la répartition des individus suivant 4 classes notées de 1 à 4.

subspécifique *Danaus chrysippus aegyptius* Schreber pour toutes les populations africaines, en isolant, à côté de la morphe nominative *aegyptius* (chez qui j'ai décrit le cline génétique « *aegyptius-liboria* ») les morphes quasi vicariantes *alcippus* et *dorippus*. Je ne retiens pas d'appellation spéciale, sinon comme variété de transition, pour les autres formes.

Il est possible, à la manière de Talbot, mais sans appellation systématique, de découper le territoire africain en fonction des populations de compositions différentes ou *socius* (Crampton) :

Danaus chrysippus chrysippus : sous-espèce indienne
Danaus chrysippus aegyptius : sous-espèce africaine
morphe nominative *aegyptius*
morphe *alcippus*
morphe *dorippus*
et leurs variétés de transition.

Pour l'Afrique, on peut distinguer les *socius* suivants :

1 — Égypte, Nord-Soudan, Turquie, Grèce, Canaries : morphe *aegyptius* seule.
2 — Aden, Syrie, Éthiopie orientale, Kenya oriental, Tanzanie, Malawi, Mozambique : morphes *aegyptius* et *dorippus*.
3 — Somalie : morphe *dorippus* seule.
4 — Afrique méridionale : morphe *aegyptius* seule.

5 — Madagascar : morphe *aegyptius* seule.
6 — Ouganda, Éthiopie, Zaïre oriental : les trois morphes simultanément [1].
7 — Zaïre septentrional, Bahr el Gazal : morphes *alcippus* et *aegyptius*.
8 — Ouest africain : morphe *alcippus* seule.

Remerciements

J'exprime mes remerciements à MM. T. G. Howarth et L. Berger pour m'avoir facilité l'accès aux collections du British Museum (N.H.) et au Musée Royal de l'Afrique centrale à Tervuren, ainsi qu'à M. le Professeur Bocquet, M. G. Bernardi, maître de recherche au CNRS et MM. L. Plateaux et M. Guillaumin, maîtres-assistants à la Faculté des Sciences pour l'aide qu'ils m'ont apportée et les critiques qu'ils ont formulées tout au long de ce travail.

RÉFÉRENCES

Aurivillius, C., 1909. — *In* A. Voeltzkow, *Wiss. Ergebn. Reise Ostafr.*, **2** (4) : 310.

— 1928. — Lepidoptera Danaida de la région éthiopienne. *In* A. Seitz, Les Macrolépidoptères du globe, XIII, p. 71.

Bernardi, G., 1957. — Contribution à l'étude des catégories taxinomiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **62** : 224-230.

— 1959. — La variation géographique du polymorphisme chez les *Hypolimnas* du continent africain (Lepidoptera Nymphalidae). *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. A, **21** (3) : 1021-1032.

— 1963. — Quelques aspects zoogéographiques du mimétisme chez les Lépidoptères. 16th International Congress of Zoology, Washington, Proceedings, **4** : 161-166.

Browers, J. V. Z., 1958. — Experimental studies of mimicry in some North American Butterflies. *Evolution*, **12** : 32-47.

— 1963. — Experimental studies and new evidence on the evolution of mimicry in butterflies. 16th International Congress of Zoology, Washington, Proceedings, **4** : 156-161.

Browers, L. P., 1969. — Ecological chemistry. *Scient. Am.*, **220** : 2.

Bryk, F., 1937. — Danaidae. *In* F. Bryk, Lepidopterorum Catalogus, XXVIII, 702 p., Verl. G. Feller, Neubrandenburg.

Butler, A. G., 1886. — An account of two collections of *Lepidoptera* recently received from Somaliland. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1885 : 758.

Carpenter, G. D. H., 1949. — A study of polymorphism mimic in various degree of speciation. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **100** : 71-133.

Chnéour, A., 1953. — Migration des papillons dans la zone méditerranéenne, principalement en ce qui concerne la Tunisie. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis.*, **6** : 63-70.

Corbet, A. S., 1941. — The Linnaean names of Indo-Australian Rhopalocera [Part 1 et Part 2]. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, ser. B (taxonomy), **10** : 8-27.

Cramer, P., 1777. — De uitlandsche kapellen. 2 : 45.

1. J'ai remarqué, au Musée de Tervuren, une collection de *Danaus chrysippus* récoltée par Hecq, à Nioka (frontière Zaïre-Ouganda) en 1953-1954. Les captures assez importantes semblent systématiques :

aegyptius	73	54 %
alcippus	32	23 %
dorippus	11	8 %
trans. ad alcippus	15	11 %
albinus	5	4 %
	136	100 %

liboria	7	10 %
intermédiaire	15	20 %
aegyptius	51	70 %
		100 %

CRAMPTON, H. E., 1916. — Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Moorea. Carnegie Inst. Wash. Publ. 410, 335 p.

— 1928. — Continuation of studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. Carnegie Inst. Year Book Washington, 26 (1927) : 272-273.

EDMUNDS, M., 1968. — Polymorphism in the mimitic Butterfly *Hypolimnas misippus* L. in Ghana. *Heredity*, **24** (2), 1969 : 281-302.

FORD, F. B., 1953. — The genetics of polymorphism in the *Lepidoptera*. *Adv. Genet.*, **5** : 43-87.

— 1964. — Ecological Genetic. 335 p., Methuen and Co Ltd., London an d New York.

FRUHSTORFER, H., 1898. — [Description *Danaus chrysippus kanariensis*]. *Stettin. ent. Ztg.*, **59** : 412.

HAYWARD, K. J., 1922. — Some curious aberrations of *Danais chrysippus* L. *Entomologist*, **55** (711) : 178-179.

HEIKERTINGER, F., 1954. — Das Rätsel der Mimicry.

HULSTAERT, G., 1931. — Lepidoptera Rhopalocera, Fam. Danaididae Subfam. Danaidinae & Tellervinae. *In* P. WYSTMAN, Genera Insectorum, 193e fasc., 215 p., L. Desmet-Verteneuil, Bruxelles.

HUXLEY, J., 1938. — Cline, an auxiliary taxonomix principle. *Nature*, **3** (587) : 219-220.

KLUG, F., 1834. — *Symbolae physicae seu icones et descriptiones Insectorum.*

MOORE, F., 1883. — A Monograph of *Limnaina* and *Euploeina*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1883 : 201.

NICKOLSON, A. J., 1927. — A new theory of mimicry in Insects. *Aust. Zool.*, **5** : 10-104.

OVERLAET, F. G., 1955. — Exploration du parc National de l'Upemba. Mission G. F. de Witte (27) (Congo Belge).

OWEN, D. F., et D. O. CHANTER, 1968. — Population biology of tropical African butterflies : 2. Sex-ratio and polymorphism in *Danaus chrysippus* L. *Revue Zool. Bot. afr.*, **78** (1-2) : 81-97.

PIERRE, J. — Étude d'un cycle mimétique ayant *Danaus chrysippus* L. (Lépidoptère Danaïde) pour modèle et *Hypolimnas misippus* L. (Nymphalide) pour mime. *Archs Zool. exp. gén.* (sous presse).

SCHREBER, C., 1759. — *Nova species insectorum.* p. 12.

SUFFERT, E., 1900. — Ein neue Aberration des *Danaus dorippus* Klug, aus Deutsch-Ostafrica. *Berl. ent. Z.*, **45** : 115-116.

STRAND, E., 1910. — Neue Tagfalter-Formen aus Usambara, gesammelt von Prof. Dr. J. Vosseler. *Societas, ent.*, **25** : 5-6.

STRIDE, G. O., 1958. — Investigations into the courtship behaviour of the male of *Hypolimnas misippus* L. (Lepidoptera, Nymphalidae), with special reference to the role of visual stimuli. *Br. J. Anim. Behav.*, **5** (1957) : 153-167.

TALBOT, G., 1943. — Revisional notes on the Genus *Danaus* Kluk (Lepidoptera Rhopalocera Danaidae). *Trans R. ent. Soc. Lond.*, **93** : 115-148.

Manuscrit déposé le 30 mars 1973.

PLANCHE I

Danaus chrysippus aegyptius Schreber :

1. — Morphe *aegyptius*.
2. — Morphe *alcippus*.
3. — Morphe *dorippus*.
4. — Forme intermédiaire *trans. ad alcippus*.
5. — Forme intermédiaire *albinus*.
6. — Forme intermédiaire *transiens*.
7. — Caractère « *aegyptius* » (extension réduite des espaces blancs, espace 4 isolé) : classe I.
8. — Extension intermédiaire « *trans. ad aegyptius* » : classe 2.
9. — Extension intermédiaire « *trans. ad liboria* » : classe 3.
10. — Caractère « *liboria* » (extension plus grande des espaces blancs, espace 4 largement accolé à l'espace 5) : classe 4.

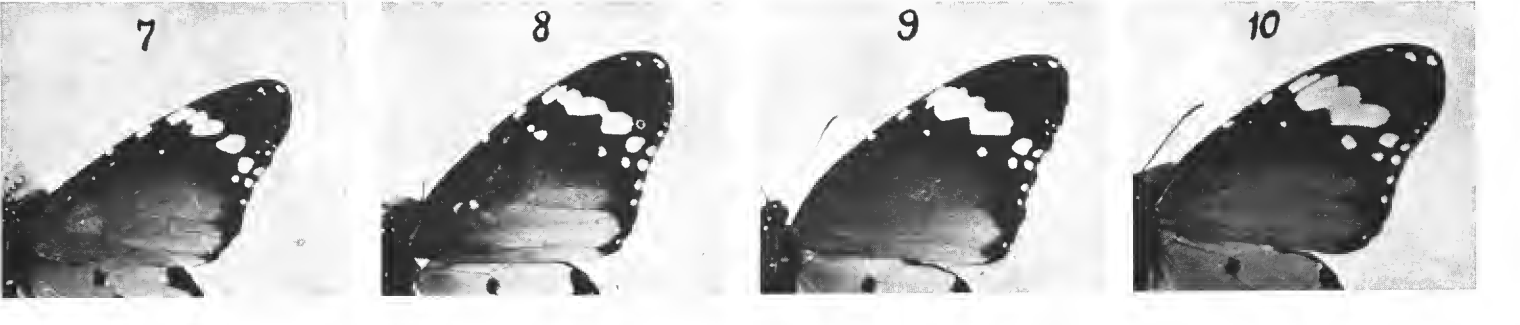


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 221, mai-juin 1974,
Zoologie 149 : 601-640.

Achevé d'imprimer le 31 octobre 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.